

# Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen der Boragineen und Solaneen.

---

Inauguraldissertation  
zur  
Erlangung der Doktorwürde  
der  
Hohen Philosophischen Fakultät  
(Sektion II)  
der  
Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München  
vorgelegt von  
**Wilhelm Müller**  
aus Nördlingen.

---

Sonderabdruck aus „Flora oder Allg. Bot. Zeitung“ 1905, 94. Bd. Heft III.

---

München  
Druck von Val. Höfling, Lämmerstraße 1  
1905.



# Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen der Boragineen und Solaneen.

---

Inauguraldissertation  
zur  
Erlangung der Doktorwürde  
der

**Hohen Philosophischen Fakultät**  
(Sektion II)

der  
Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München  
vorgelegt von

**Wilhelm Müller**  
aus Nördlingen.



---

Sonderabdruck aus „Flora oder Allg. Bot. Zeitung“ 1905, 94. Bd. Heft III.

---

**München**  
Druck von Val. Höfling, Lämmerstrasse 1  
1905.



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

Meinen lieben Eltern gewidmet.



Die Blütenstände der Boragineen, nach Schumann der Kürze halber als Boragoïde bezeichnet, waren seit Mitte des vorigen Jahrhunderts wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen. Verschiedene Autoren suchten die Natur dieser Inflorescenzen zu erklären. Die vielen bisher veröffentlichten Arbeiten vermochten aber eine Einigung in dieser Frage nicht herbeizuführen. Der Grund hiefür liegt in der Verschiedenheit der Gesichtspunkte, unter welchen die einzelnen Forscher an die Aufgabe herantraten. Ein großer Teil von Autoren, die Gruppe der „vergleichenden Morphologen“, welcher ausschließlich oder doch vorwiegend aus dem fertigen Zustande den morphologischen Wert der Boragoïde zu erklären sucht, hält daran fest, daß dieselben einen speziellen Fall der echten Wickel darstellen<sup>1)</sup>; diejenigen Autoren dagegen, welche neben dem fertigen Zustande den ganzen Entwicklungsgang der Boragineeninflorescenzen verfolgen, betrachten dieselben der Hauptsache nach als monopodial verzweigte, dorsiventrale Organe. Beide Ansichten stehen sich indes nicht schroff gegenüber; sie werden vermittelt durch die Annahme der Ontogenetiker, daß die Boragineeninflorescenzen im Laufe der Stammesgeschichte aus echten Wickeln hervorgegangen sind.

Für die Wickelnatur der Boragoïde treten ein de Candolle, die Brüder L. und A. Bravais, Wydler, Döll, Wretschko, Eichler, Warming, Pedersen, Kaufmann, Hieronymus, Urban, Čelakovsky, Schumann und Muth, während Turpin, Schleiden und Goebel diesen Inflorescenzen ganz oder teilweise die monopodiale Entwicklungsweise zuschreiben. Kraus unterscheidet zwei Entwicklungstypen: die nackten Wickel von *Myosotis* und *Heliotropium* seien Monopodien; dagegen seien die Inflorescenzen von *Omphalodes* und alle beblätterten Wickel dichotomisch angelegte Sympodien.

---

1) Nach der Ansicht Schumanns würden sich die Boragoïde von den echten Wickeln dadurch unterscheiden, daß ihre Entwicklung nicht in der gewöhnlichen Weise der ersteren, sondern durch dichotomische Gabelung der Inflorescenzspitze erfolge. Der eine Gabelast entwickle sich zur Blüte, der andere bilde die Fortsetzung der Achse.

Herr Professor Goebel, in dessen Institut vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, macht am Schlusse seines Referates<sup>1)</sup> über Schumanns „Untersuchungen über das Boragoïd“ folgende Angaben: „Dafs die Boragineenblütenstände von Wickeln abzuleiten sind, bezweifelt wohl niemand mehr; es fragt sich nur, wie weit das in der Einzelentwicklung noch nachweisbar ist. . . . Eine auf möglichst viele verschiedene und verschieden kräftige Inflorescenzen ausgedehnte Untersuchung wird wahrscheinlich Abstufungen von dem dorsiventralen Monopodium bis zur Wickelbildung zeigen.“<sup>2)</sup>

Von dieser Anregung ausgehend, war es meine Absicht, hauptsächlich die Inflorescenzen solcher Boragineen zur Untersuchung auszuwählen, welche bisher von den einzelnen Forschern verschieden gedeutet wurden, zum Teil aber auch nur in geringerem Mafse zur Entscheidung der obigen Streitfrage herangezogen worden sind. Meine Untersuchungen zeigten mir in den meisten Fällen die monopodiale Entstehung der Boragoïde. Zugleich aber fand ich in anderen Fällen eine deutliche Annäherung und schliesslich einen vollständigen Übergang zur dichotomischen Verzweigung der Inflorescenzspitze. Zunächst wurde die Entwicklung der Blütenstände von *Tiaridium indicum* eingehend geprüft; sodann wurden auch die Inflorescenzen von *Heliotropium europaeum* und *H. peruvianum* zum Vergleich einbezogen, und weiterhin noch einige andere Boragineen untersucht. Im Anschlufs an die Boragineen verfolgte ich dann noch die Entwicklung der boragoïdähnlich eingerollten Inflorescenzen von *Hyoscyamus niger* aus der Familie der Solaneen, die von den verschiedenen Autoren ebenfalls eine wechselnde Deutung erfuhren. — Das Untersuchungsmaterial wurde dem Kgl. botanischen Garten zu München entnommen.

1) Flora 1889 pag. 82.

2) Vergl. auch K. Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Breslau 1883 (Schenks Handbuch der Botanik III, 1.) pag. 144 Anm. 1: „Es sind die letztgenannten Inflorescenzen (die Blütenstände der Boragineen und mancher Solaneen, z. B. *Hyoscyamus*) bekanntlich solche, welche gewöhnlich für Wickel, also cymöse, sympodiale Blütenstände erklärt werden. Die Entwicklungsgeschichte steht dem aber, wie ich a. a. O. nachgewiesen habe, entgegen. Zugegeben, dafs diese Inflorescenzen phylogenetisch aus Wickeln hervorgegangen sind, allein zunächst fragt es sich: was sind sie jetzt. Dafs sie dorsiventral sind, wird sogar von den Verteidigern der Wickeltheorie nicht mehr geleugnet und zugegeben, dafs die Stellungsverhältnisse früher unrichtig aufgefaßt wurden. Es fragt sich also nur noch: sind sie Monopodien oder Sympodien? Darüber mufs und kann allein die Entwicklungsgeschichte entscheiden, so gut wie überall, auch z. B. bei einer Ulme oder Linde, nur dafs man nicht überall das Mikroskop dazu nötig hat.“

Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Goebel, für die Anleitung bei der Anfertigung vorliegender Arbeit meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

## Entwicklung der Boragineeninflorescenzen.

### Tiaridium Lehm.

*Tiaridium indicum* (*Heliotropium indicum* L.), eines der häufigsten tropischen Unkräuter, bildet nach den Angaben M. Gürkes in Engler-Prantls natürlichen Pflanzenfamilien<sup>1)</sup> den einzigen Repräsentanten der Untersektion *Tiaridium* aus der sehr artenreichen Gattung *Heliotropium*, welche letztere in ihrem vegetativen Aufbau den übrigen Boragineen viel ähnelt, im Bau der Fruchtknoten, sowie in der Entwicklung der Samen und Früchte jedoch in mancher Hinsicht von diesen sich unterscheidet.

*Tiaridium indicum* ist eine perennierende Pflanze. An jungen Exemplaren besitzen die untersten Blätter dekussierte Blattstellung am Stengel, eine Erscheinung, welche bereits Wydler<sup>2)</sup> angeführt hat. Solche gegenständige Blattstellung findet man übrigens bei den untersten Blättern verschiedener Boragineengattungen<sup>3)</sup>. Bei *Tiaridium indicum* sind indes die beiden in gleicher Höhe des Stengels stehenden Blätter eines Blattpaares von ungleicher Größe; stets ist das eine kleiner als das andere, und dieser Unterschied bleibt auch während des Heranwachsens der Blätter im gleichen Verhältnisse bestehen. Demnach scheinen die einander gegenüberstehenden Blätter ungleiches Alter zu besitzen. Weiterhin wird in einem älteren Entwicklungsstadium der Pflanze das kleinere der beiden Blätter um eine kurze Strecke am Stengel emporgehoben, so daß auch für die ersten anormal gestellten Stengelblätter nachträglich die normale Wechselständigkeit der Blattstellung herbeigeführt wird. Weiter aufwärts am Stengel ist die Anordnung der Blätter um die Sprossachse von Anfang an eine wechselständige.

Was die Entwicklung der Inflorescenzen von *Tiaridium* betrifft, so behauptet Wydler, der Hauptsproß der Pflanze schliesse mit einer Gipfelblüte ab, neben welcher eine einfache, reichblütige Ährenwickel hervorsprosse, die einem geschwundenen Tragblatt angehöre,

1) A. Engler und K. Prantl, Die natürl. Pflanzenf. Boraginaceae, bearbeitet von M. Gürke IV. 3a pag. 96.

2) H. Wydler, Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände. Pringsh. Jahrb. XI. pag. 363.

3) A. Engler und K. Prantl, a. a. O. pag. 73.

und das Gleiche treffe auch für die in der Achsel der oberen Stengelblätter hervorsprossenden Seiteninflorescenzen zu. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zeigt aber, daß die Spitze des Vegetationssprosses direkt zur Bildung einer einfachen Inflorescenz übergeht, die später weitere Verzweigung erfährt. Gleichzeitig entwickelt sich auch in den Achseln der obersten Stengelblätter je ein mit zwei seitlichen Vorblättern versehenes Boragoïd. Nur in einigen wenigen Fällen beobachtete ich eine einmalige Verzweigung der Hauptinflorescenz in zwei solche, eine Verzweigung, die bei *Heliotropium europaeum* und *H. peruvianum* stets mehrmals eintritt, so daß hier oft vier auf gemeinschaftlichem Stiele stehende Blütenzweige doldenartig zusammenstehen<sup>1)</sup>. Die sehr reichblütigen Inflorescenzen sind ähnlich wie die der meisten Boragineen im Jugendzustande stark eingerollt. Mit fortschreitender Entwicklung strecken sich die älteren Teile der Inflorescenzachse gerade, während nur die Spitze dauernd eine Einrollung nach unten zeigt. Über die Ursache dieser Einrollung der Spitze des Boragoïds sind sehr verschiedene Ansichten ausgesprochen worden<sup>2)</sup>. Die bisher angestellten Untersuchungen haben indes zu keinem befriedigenden Resultate geführt. In seiner wichtigen Arbeit: „Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse“ bemerkt Goebel<sup>3)</sup> zu dieser Frage: „Man wird sich vorerst damit begnügen müssen, zu sagen, daß die Einrollung des Vegetationspunktes eine vielen, nicht nur dorsiventral verzweigten, sondern auch dorsiventral gebauten Pflanzenteilen zukommende Eigentümlichkeit ist“. Das trifft im wesentlichen auch heute noch zu. Möglicherweise steht, wie Goebel auf pag. 415 anführt, die Einrollung, da sie senkrecht nach unten stattfindet, in Beziehung zur Schwerkraft; indes bedarf die Frage nach der Ursache derselben jedenfalls noch eingehender experimenteller Untersuchung. — Die Blüten haben weder Deck- noch Vorblätter; die Inflorescenzen von *Tiaridium indicum* sind somit nackt.

Diese Inflorescenzen sind ausgesprochene Monopodien. Die beiden untenstehenden Abbildungen stellen das Ende einer in voller Entwicklung befindlichen Inflorescenz obiger Pflanze von zwei verschiedenen Seiten dar. Fig. 1 zeigt die Inflorescenzspitze seitlich von oben; Fig. 2 zeigt dieselbe von der Unterseite.

1) Vergl. H. Wydler, a. a. O. pag. 363—364.

2) Vergl. Fr. Muth, Untersuchungen über die Entwicklung der Inflorescenzen und der Blüten . . . von *Symphytum officinale* in *Flora* 1902 Bd. 91 pag. 75 ff.

3) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse in *Sachs, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg* II 1882 pag. 410.

Wir sehen in diesen beiden Abbildungen, besonders der letzteren, eine dicke kontinuierliche Blütenstandsachse (*A*), deren Spitze mit einem ansehnlichen Vegetationskegel (*V*) abschließt. Die Blüten stehen, wie dies bei Boragineen in der Regel der Fall ist, in zickzackförmiger Anordnung auf der Oberseite dieser Achse. Sie sind in den reichblütigen Inflorescenzen von *Tiaridium* ziemlich dicht gedrängt. Die jüngste Blütenanlage (*I*) ist eben erst als schwacher Höcker auf der linken Seite des Vegetationskegels bemerkbar, während die nächst älteren (*II* bis *VI*) z. T. schon mehrere Kelchblätter entwickelt haben.

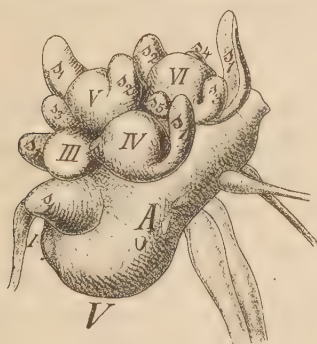


Fig. 1.

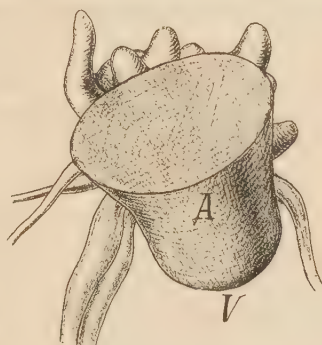


Fig. 2.

Fig. 1. Ende einer in der Entwicklung bereits vorgeschrittenen Inflorescenz von *Tiaridium indicum*, seitlich von oben. *V* Vegetationspunkt der Inflorescenz; *A* Inflorescenzachse; *I* bis *VI* Blütenknospen; zur linken Blütenreihe gehören die Blüthenhöcker *V*, *III* und *I*, zur rechten die Höcker *VI*, *IV* und *II*. Der letztere (in der Figur nicht bezeichnet, weil er durch das erste Kelchblatt *s*<sub>1</sub> nahezu vollkommen verdeckt ist) ist durch die Präparation etwas auf die linke Seite verschoben; *s*<sub>1</sub> bis *s*<sub>5</sub> Kelchblätter.

Fig. 2. Dieselbe Inflorescenzspitze von unten gesehen.

Die Fig. 1 zeigt uns namentlich zwei Tatsachen deutlich, einmal den ansehnlichen Größenunterschied zwischen dem Vegetationskegel und der jüngsten Blütenanlage, die eben erst als seitliche Ausgliederung aus ersterem entsteht, während dieser — wie aus der Abbildung ersichtlich ist — noch die Blüte *VI* an Massigkeit übertrifft und dadurch an dem monopodialen Charakter der Inflorescenz keinen Zweifel aufkommen läßt; dann tritt aber auch die dorsiventrale Natur des Blütenstandes und insbesondere seiner Spitze klar hervor. Die Blütenknospe *I* wird von Anfang an gegen die Oberseite der Inflorescenzachse hin am Vegetationspunkt ausgegliedert, eine Erscheinung, die Goebel in seiner oben erwähnten umfangreichen Arbeit für sämtliche Boragoide angibt. Schumann bestreitet diese dorsiventrale Beschaffenheit des

Vegetationskegels und führt an<sup>1)</sup>: „Man könnte die Inflorescenzen dieser Art, da sie erst durch gewisse Stellungsänderungen einen Unterschied der Rücken- und Bauchseite hervortreten lassen, im Gegensatze zu den schon der Anlage nach dorsiventralen Organen mit dem Namen sekundär-dorsiventral belegen.“ Auch Muth<sup>2)</sup> wandte sich in neuester Zeit gegen die auf richtiger Beobachtung beruhenden Angaben Goebels, indem er ausführt: „Diese Verhältnisse (die dorsiventrale Natur des Vegetationspunktes) finden sich bei *Symphytum officinale*, *Anchusa officinalis* und *Cerinthe minor* nicht vor; denn hier kann vor Anlage der ersten Blüten von einer Dorsiventralität des Vegetationspunktes, wie aus unseren Figuren ersichtlich, nicht die Rede sein.“

Warming<sup>3)</sup> hat in seiner umfangreichen Arbeit „*Forgreningsforhold hos Fanerogamerne*“ von Boragineen u. a. auch *Tiaridium indicum* genauer untersucht. Seine Figuren 25 bis 28 auf Tafel VIII beziehen sich auf diese Pflanze. In Fig. 27 tritt der Größenunterschied zwischen dem Vegetationskegel und dem jüngsten Blütenhöcker viel weniger hervor als ich ihn selbst bei verhältnismässig alten Inflorescenzen fand. Viel deutlicher aber ist diese Differenz an den Längsschnitten (Fig. 25, 26 und 28), besonders der Fig. 26 zu erkennen, welche letztere einen solchen median durch den Vegetationskegel und die jüngste Blütenknospe zugleich wiedergibt.

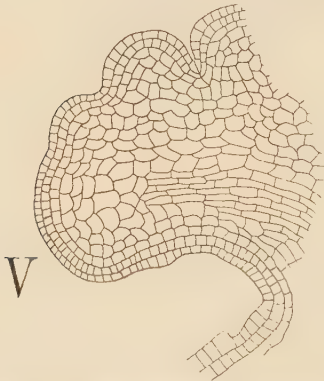


Fig. 3. Längsschnitt durch die Spitze einer jungen Inflorescenz von *Tiaridium indicum*, median durch den Vegetationspunkt und den jüngsten Blütenhöcker.  
V Vegetationspunkt.

Einen solchen zugleich durch den Vegetationspunkt und den jüngsten Blütenhöcker gelegten Längsschnitt zeigt auch obenstehende Fig. 3. Die Verteilung der Zellen hat die bei monopodial sich verzweigenden Sprossen gewöhnlich vorhandene Anordnung. Auch die dorsiventrale Beschaffenheit des Sprosses ist aus dem anatomischen Bau deutlich zu erkennen. Das die Inflorescenz-

1) K. Schumann, Untersuchungen über das Boragoïd. Ber. der D. bot. Ges. VII pag. 66.

2) Fr. Muth, a. a. O. pag. 72.

3) E. Warming, *Forgreningsforhold hos Fanerogamerne*. K. Danske Videnskab. Selskabs Skrifter, 1872.

achse versorgende Gefäßbündel verläuft im ventralen Teil derselben und bleibt meist unverzweigt. Die Blüten werden durch eigene im dorsalen Teil der Inflorescenzachse verlaufende Gefäßbündel versorgt. Ihre Anordnung ist in sehr jugendlichen Entwicklungsstadien eine charakteristische. Hellt man eine noch sehr junge Inflorescenz von *Tiaridium indicum* genügend auf, so sieht man auf der rechten wie auch auf der linken Seite derselben mehrere einander parallel verlaufende Leitbündel, von denen ein jedes je mehrere Blüten derselben Seite, d. h. der gleichen Blütenreihe, versorgt. Auch diese Erscheinung spricht ganz für die monopodiale Entwicklung der *Tiaridium*-inflorescenz; die Leitbündel geben nicht, wie dies der Fall sein würde, wenn die Inflorescenz eine Wickel wäre, abwechselnd nach den aufeinander folgenden Blüten der rechten und linken Blütenreihe Verzweigungen ab.

Warming, der die Wickeltheorie und zugleich auch die Dichotomietheorie für die Boragineeninflorescenzen nachdrücklich zu verteidigen sucht, konnte natürlich der auffallende Größenunterschied zwischen der jüngsten Blütenknospe und dem Vegetationskegel ebensowenig entgehen: „Paa den anden Side slaar Forgreningen over i en Pseudo-Sideknopdannelse . . . det smukkeste Exempel derpaa har jeg fundet hos *Tiaridium indicum*.“<sup>1)</sup> Er ist indes so überzeugt von seiner Theorie, daß er die Inflorescenz von *Tiaridium* nicht das nennen kann, was sie ist, nämlich ein Monopodium, sondern sie ist nach seiner Auffassung eine Wickel, bei welcher durch bevorzugte Entwicklung der einen Seite die dichotomische Verzweigung in eine „pseudomonopodiale“ überschlägt. So sagt er im Hinblick auf Fig. 26<sup>2)</sup>: „Her at betragte g og P som to Søsterknopper, opstaaede ved lige Deling af en fælles Moder, er dog en Umulighed. Per Moderen, ger Datteren. For den umiddelbare Betragtning er det en lige saa ægte monopodial Forgrening som hos *Utricularia*; men for den Betragtning, der haa Sviklen og dens Udvikling hos de andre *Asperifoliae* i frisk Minde, er det en pseudomonopodial Forgrening — en dichotomisk Forgrening, der ved den ene Sides fremskyndede og paafaldende Udvikling slaar over i et Pseudomonopodium.“

Die Ausgliederung neuer Blütenanlagen am Vegetationskegel erfolgt bei vorgeschrittenen Inflorescenzen in langsamer Aufeinanderfolge. Die abgetrennten Knospen erfahren dagegen lebhaftes Wachstum,

1) E. Warming, a. a. O. pag. 102.

2) E. Warming, a. a. O. pag. 103.

so daß schon kurz nach ihrer Abzweigung sowohl eine Vergrößerung des ganzen Höckers erfolgt, als auch eine weitere Differenzierung desselben, zunächst die Anlage der Kelchblätter, beginnt. Die Blüten II und III in Fig. 1 haben bereits auf ihrer Außenseite ein Kelchblatt entwickelt, welches in Blütenknospe II den Höcker selbst zum größten Teile verdeckt. In Blüte VI sind bereits alle fünf Kelchblätter angelegt; die Verwachsung derselben an ihrer Basis ist jedoch noch nicht erfolgt. Was die Ausgliederung des Kelches anbelangt, so erscheinen die Sepalen nacheinander. Die Kelchspirale verläuft in jeder Blüte im gleichen Sinne; sie ist deshalb in den beiden Blütenreihen gegenläufig. Goebel<sup>1)</sup> hat diese Erscheinung bei anderen Boragineen beobachtet und macht darüber folgende Angaben: „Das erste Kelchblatt entsteht an jeder Blütenanlage an dem nach außen hinten gerichteten Teile derselben. Daraus ergibt sich, daß die Kelchspirale bei den beiden Blütenreihen gegenläufig ist. Betrachtet man eine Inflorescenz vom Vegetationspunkte aus, so beginnt die linke Reihe von Blütenanlagen die Kelchspirale mit dem links außen hinten, die rechts stehende mit dem rechts außen nach hinten stehenden Kelchblatt. Zugleich ergibt sich aus dieser Anordnung, daß die Blattgebilde der zwei dichtstehenden Blütenreihen sich zwischen einander einschieben, wie die Zähne von zwei Kammrädern; eine Anordnung, welche den Platz möglichst ausnützt. Dieser antidrome Verlauf der Kelchspirale ist ein für alle aufzuführenden Formen durchgreifendes Verhältnis.“

Auch bei *Tiaridium indicum* wird das erste Kelchblatt stets auf der Außenseite des Blütenhöckers nach hinten angelegt. Kelchblatt 2 entwickelt sich auf dessen Innenseite, aus der Mitte der Achse meist etwas nach vorn gegen die Inflorescenzspitze zu, zuweilen aber auch etwas nach hinten zu verschoben.  $s_3$  fällt wiederum auf die Außenseite und zwar nach vorn;  $s_4$  steht hinten;  $s_5$  endlich wird zwischen  $s_2$  und  $s_3$  auf der Vorderseite der Blütenknospe angelegt. Wie bei allen Boragineen verwachsen die Kelchblätter an ihrer Basis. Die Petalen werden alle gleichzeitig ausgegliedert.

Schumann<sup>2)</sup> hat sich auch mit der Kelchblattanlage bei den Boragineenblüten befaßt und als Grund dafür, daß das erste Sepalum stets außen angelegt wird, den innigen Kontakt zwischen den einzelnen Blüten angegeben. Eine solche Kontaktwirkung ist bei der

1) K. Goebel, a. a. O. pag. 409—410.

2) K. Schumann, a. a. O. pag. 73.

Reichblütigkeit und dichten Blütenanordnung der *Tiaridium*inflorescenzen nicht in Abrede zu stellen. Indes soll später an anderen Beispielen gezeigt werden, daß dieser Grund nicht allein ausschlaggebend ist.

Muth<sup>1)</sup> untersuchte die Kelchblattanlage bei *Symphytum officinale*. Er unterscheidet hier vier Fälle: „1. die Terminalblüte des Doppelboragoïds; 2. die beiden ersten seitlichen Blüten; 3. die Blüten rechts von der das Einzelboragoïd halbierenden Ebene; 4. die Blüten links von dieser Ebene“.

Eine Terminalblüte ist bei *Tiaridium indicum* nicht vorhanden. Was die erste Blüte eines Einzelboragoïds betrifft, so konnte ich bei dieser Pflanze keinen Unterschied gegenüber den übrigen Blüten desselben konstatieren. Muth dagegen sagt (pag. 88): „Hier (bei den ersten seitlichen Blüten von *S. o.*) sah ich bei den Präparaten der unteren terminalen Seitensprosse  $s_1$  stets hinten an der Achse entstehen, was bei den räumlichen Verhältnissen leicht erklärlich ist.“ Nur in zwei Fällen, die gegenüber der gewöhnlichen Anordnung der Blüten an *Tiaridium*inflorescenzen eine abnorme Stellung der ersten Blüte zeigten (s. u. pag. 15) wäre eine solche Abweichung vom gewöhnlichen Schema denkbar.

Die Inflorescenzachse und die Kelchblätter der älteren Blüten von *Tiaridium indicum* sind mit einzelligen Haaren ziemlich dicht besetzt. Einige solcher Haarbildungen sind in den beiden ersten Figuren gezeichnet. Sie gehören dem Typus der Striegel- oder Borstenhaare an. Bis zu einiger Entfernung von der Spitze ist die Inflorescenzachse außerdem reichlich mit secernierenden Drüsen- oder Köpfchenhaaren ausgerüstet.

Nach Besprechung der Beobachtungen, die an in der Entwicklung vorgeschrittenen Inflorescenzen gemacht wurden, will ich nun auf die ersten Entwicklungsstadien des Blütenstandes von *Tiaridium indicum* näher eingehen.

Am Grunde des Blütenstandes stehen die beiden seitlichen Vorblätter. Dieselben sind auf gleicher Höhe der Sprossachse inseriert, besitzen jedoch ungleiches Alter und dementsprechend auch ungleiche Gröfse. In der Regel ist das linke (die Inflorescenz von vorn betrachtet) das gröfsere. Doch kommen nicht selten Fälle vor, wo das rechte Vorblatt das linke an Gröfse übertrifft. Ähnliche Beobachtungen machte Muth<sup>2)</sup> bei *Symphytum officinale*. Ferner ist jedes

1) Fr. Muth, a. a. O. pag. 86--94.

2) Fr. Muth, a. a. O. pag. 62.

Vorblatt schon auf ziemlich früher Entwicklungsstufe deutlich asymmetrisch; die beiden Blatthälften sind ungleich ausgebildet, eine Erscheinung, die Muth des öfteren auch bei *Symphytum officinale* beobachtet hat. Als Grund dieser asymmetrischen Ausbildung der beiden Blatthälften glaubt derselbe Kontakt-, resp. Druckverhältnisse ansehen zu müssen. Er schreibt darüber auf pag. 63: „Bei *Symphytum officinale* bin ich infolge der häufig auffallenden, mitunter geradezu bizarren, ganz den Raumverhältnissen in der Knospe entsprechenden Form der Vorblätter und infolge der Tatsache, daß die Unregelmäßigkeiten am Ende der Achse am größten sind, sowie aus Rücksicht auf die Beobachtung, daß die Vorblätter häufig eine mehr oder weniger schiefe Insertion zeigen, bei Würdigung der in vorliegenden Untersuchungen näher ausgeführten Verhältnisse zu der Ansicht ge-

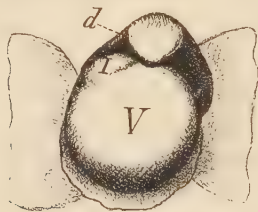


Fig. 4.

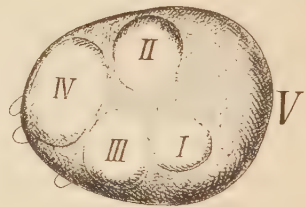


Fig. 5.

Fig. 4. Inflorescenzvegetationspunkt (*V*) von *Tiardium indicum* bei Beginn der Blütenauszweigung. *I* erster Blütenhöcker. Durch die Präparation wurde das unter der Spitze befindliche Gewebe etwas hervorgedrückt; zu beiden Seiten der Inflorescenz sind die basalen Teile der beiden Vorblätter mitgezeichnet.

Fig. 5. Etwas ältere Inflorescenz derselben Pflanze in Oberansicht. *V* Inflorescenzvegetationspunkt; *I* bis *IV* Blütenhöcker (*IV* die älteste, *I* die jüngste Blütenknospe).

langt, daß bei der Asymmetrie der Vorblätter unserer Boraginacee die vom Ernährungszustand der einzelnen Pflanzen jedenfalls beeinflussten Kontakt- resp. Druckverhältnisse eine wichtige, wenn nicht ausschlaggebende Rolle spielen; auch das nicht seltene Vorkommen von vollständig symmetrischen Vorblättern spricht für diese Ansicht.“ Auch diese so häufige Erscheinung des Vorkommens asymmetrischer Vorblätter an den Inflorescenzen verschiedener Boragineen dürfte nur auf Grund genauer experimenteller Untersuchungen zur Lösung gelangen.

In Fig. 4 ist gerade das Stadium abgebildet, auf dem die Sproßspitze zur Blütenbildung übergeht. Man sieht den massigen Vege-

tationskegel *V* senkrecht nach oben gewölbt, auf dem durch die Präparation zum Teil hervorgedrückten Sprossgewebe ruhend. Auf der zur Oberseite der Inflorescenz werdenden Seite (in der Abbildung oben) ist am Vegetationskegel bereits eine schwache Hervorwölbung (*I*) zu bemerken, welche durch eine seichte, aber deutlich sichtbare Furche von diesem sich abhebt. Dieser Höcker bezeichnet die eben stattfindende Ausgliederung der ersten Blütenknospe. Dieselbe liegt bei der abgebildeten Inflorescenz auf der linken Oberseite der Inflorescenzachse; indes findet das nicht immer statt, insofern ich eine grössere Anzahl von Inflorescenzen beobachtete, bei welchen der erste Blütenhöcker auf der rechten Oberseite der Inflorescenz sich entwickelte. Nur zwei der zahlreichen untersuchten Blütenstände, von denen der eine in Fig. 5 zur Darstellung gebracht ist, zeigten ein von dieser

Entwicklungsweise abweichendes Verhalten, insofern als hier die älteste Blütenanlage (in der Abbildung mit *IV* bezeichnet) nicht gegen die Aufsenseite hin, sondern mehr gegen die Mitte zu auf der Oberseite der

Blütenstandsachse inseriert war, während erst mit der Blütenknospe *III* (der zweitältesten der Inflorescenz) die regelmässige Zickzackanordnung der Blüten begann. Eine Differenzierung der ältesten Blütenanlage war in diesen beiden Fällen noch nicht eingetreten. Es konnte deshalb nicht konstatiert werden,

auf welcher Seite die Kelchspirale beginnt, ob das erste Kelchblatt, wie gewöhnlich, auf der Aufsenseite des Blütenhöckers nach hinten, oder vielmehr, was nach den Muth'schen Angaben über *Symphytum officinale* (s. o. pag. 13) auch hier zutreffen könnte, auf der Hinterseite der Blüte entwickelt wird.

Die Einkrümmung des Vegetationspunktes ist in Fig. 4 noch nicht deutlich zu erkennen; doch kommt diese in einem nur sehr wenig älteren Stadium auch bei Betrachtung der Inflorescenz von vorn klar zum Ausdruck. In Fig. 5, wo bereits vier Blüten angelegt sind, und die Abzweigung der fünften auf der rechten Seite des Vegetationskegels (die Inflorescenz von vorn betrachtet) all-

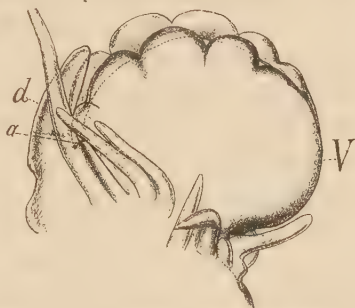


Fig. 6. Junge Inflorescenz von *Tiaridium indicum* von der Seite.

*V* Inflorescenzvegetationspunkt, deutlich nach unten eingekrümmt; *d* dorsales Blättchen mit der Achselknospe *a*, welche letztere sich in der Folge zu einer Seiteninflorescenz entwickeln würde.

mählich beginnt, beträgt die Krümmung bereits über 90°. In Fig. 6, welche ein noch älteres Stadium von der Seite zeigt, ist dieselbe noch weiter fortgeschritten. In dieser Seitenansicht ist auch die Einkrümmung des Inflorescenzvegetationspunktes selbst deutlich wahrnehmbar. Goebel<sup>1)</sup> hat diese Einkrümmung des Vegetationspunktes gleichzeitig mit der Ausgliederung der ersten Blüten bei allen von ihm untersuchten Boragineen festgestellt. Muth<sup>2)</sup> bestreitet wenigstens für *Symphytum officinale* diese Angaben Goebels, indem er anführt, daß bei dieser Pflanze der Inflorescenzvegetationskegel vor der Ausgliederung der ersten Blüten nicht eingerollt ist.

Die Wachstumsintensität des Vegetationspunktes ist eine so große und die Ausgliederung neuer Blütenknospen findet in den ersten Entwicklungsstadien der Inflorescenz so rasch statt, daß ein wesentlicher Größenzuwachs der Blütenhöcker nur ganz allmählich eintritt. Infolgedessen ist bei jungen Inflorescenzen, wie aus den Figuren 4, 5 und 6 hervorgeht, der Größensunterschied zwischen dem Vegetationskegel und den jüngsten Blütenanlagen viel bedeutender als bei älteren. Dementsprechend beginnt auch die Anlage des Kelches erst weit hinter dem Vegetationspunkt, bei der in Fig. 6 wiedergegebenen Inflorescenz z. B. erst an den ältesten Blütenknospen.

Die einzelnen Blütenknospen sind, wie ich mich an allen präparierten Objekten überzeugen konnte, zwar wenig, aber deutlich von einander getrennt. Zwischen beiden Blütenreihen verläuft ein deutlich erkennbarer Streifen, der oberste Teil der Blütenstandsachse, deren Begrenzungslinie in Fig. 6 durch die zwischen den beiden Blütenreihen verlaufende Linie angedeutet ist. Auch diese Tatsache ist ein Beweis dafür, daß die Entwicklung der Inflorescenz eine rein monopodiale ist<sup>3)</sup>.

Es wurden auch ganz alte Inflorescenzen, welche die Blütenbildung bereits zum Abschluß gebracht hatten, untersucht, um die Frage zu beantworten, was aus dem Vegetationskegel wird. Čelakovsky<sup>4)</sup>, ein eifriger Anhänger und Verfechter der Wickeltheorie, macht über diese Frage die ersten, allerdings recht dürftigen An-

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse, a. a. O.

2) Fr. Muth, a. a. O. pag. 80.

3) Die in Fig. 5 wiedergegebene Inflorescenz zeigt auch in dieser Beziehung ein ungewöhnliches Verhalten, insofern als an *Tiaridium*inflorescenzen die Blütenhöcker gewöhnlich viel dichter zusammenstehen, als dies hier der Fall ist.

4) L. Čelakovsky, Über die Blütenwickel der Boragineen. Flora 1880 Nr. 23 pag. 367.

gaben: „Ein Punkt von Wichtigkeit ist von den Ontogenetikern, welche die Wickel der Boragineen entwicklungsgeschichtlich studierten, gänzlich unbeachtet geblieben. Was wird denn aus dem »Vegetationspunkt«, wenn die Wickel zum Abschlufs kommt? Den Abschlufs der reichblütigen und lange fortwachsenden Wickeln von *Myosotis silvatica*, *Asperugo* usw. konnte ich bis jetzt (Ende Mai) noch nicht beobachten, wohl aber den der armbblütigen Wickeln von *Myosotis sparsiflora*. Ende Mai fand ich bei dieser keine Spur eines »Vegetationspunktes« wie an den reichblütigen Wickeln, sondern nur eine letzte, noch sehr junge (nur den Kelch angelegt habende) Blütenanlage. An ganz entwickelten Wickeln der genannten *Myosotis* (auch an entwickelten armbblütigen Wickeln von *Pulmonaria officinalis*) findet sich eine Spur des »Vegetationspunktes« ebensowenig. Für eine Beobachtung früherer Wickelzustände war es Ende Mai schon zu spät, doch gleichviel: entweder hat sich die Wickel monopodial wie immer entwickelt und dann hat sich der »Vegetationspunkt« ganz in die letzte Blütenanlage umgewandelt, oder es findet bei *Myosotis sparsiflora* die gemächlichere pleiopodiale Entwicklung statt. Beides wäre aber ein weiterer Beleg für die Richtigkeit der hier dargelegten Auffassung.“

Goebel<sup>1)</sup> bemerkt zu dieser Frage: „Es ist eine sehr verbreitete Erscheinung, daß am Vegetationspunkt mehr Zweiganlagen entstehen, als später zur Entfaltung kommen. Dieselben verkümmern entweder sofort, oder sie bleiben in einem entwicklungsfähigen Zustand auf früher Stufe der Entwicklung stehen. Den erstgenannten Vorgang treffen wir besonders bei den Inflorescenzen: einigermaßen reichblütige Inflorescenzen, wie z. B. die der Boragineen, vieler Labiaten etc., zeigen ganz regelmäfsig, daß die letztgebildeten Blüten nicht mehr zur Entfaltung gelangen, sondern verkümmern. Es ist dies bei den Inflorescenzen der Solaneen und Boragineen oft mit Blüten der Fall, in welchen Kelch, Blumenkrone, Staub- und Fruchtblätter schon angelegt sind.“

Bei den reichblütigen Inflorescenzen von *Tiaridium indicum* machte ich eine den Angaben Goebels vollkommen entsprechende Wahrnehmung. Es verkümmert der Inflorescenzvegetationspunkt, welcher auch dann noch deutlich als solcher zu erkennen ist, zugleich mit den letzten drei bis vier Blütenanlagen.

---

1) K. Goebel, Vergl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorg. Breslau 1883, (Schenks Handbuch der Botanik III, 1) pag. 200.

Aus alledem geht hervor, daß der Vegetationspunkt der Inflorescenz von *Tiaridium indicum* immer und in allen Entwicklungsstadien die jüngsten Blütenanlagen an Massigkeit weit übertrifft; die Inflorescenz ist und bleibt demnach jederzeit ein ausgeprägtes Monopodium. Auch die von Anfang an vorhandene Dorsiventralität des Blütenstandes, welche schon am Vegetationspunkt zum Ausdruck kommt, sei hier nochmals betont.

Es wurde bisher das Blättchen *d*, welches in Fig. 4 und 6 unterhalb der Blüten auf der Oberseite der Inflorescenzachse angelegt wird, noch unberücksichtigt gelassen. Als Vorblatt der zweiten Blüte kann es nach seiner Lage auf der Mitte der Blütenstandsachse nicht gedeutet werden. Es stellt vielmehr ein Blatt dar, in dessen Achsel eine weitere Inflorescenz entsteht. In Fig. 6 ist in seiner Achsel bereits eine Knospe angelegt, die sich mit fortschreitender Entwicklung des Blütenstandes zu einer ebenfalls mit zwei gegenständigen Vorblättern versehenen Seiteninflorescenz entwickelt. Gleichzeitig wächst auch der Blütenstandsstiel der Hauptinflorescenz bedeutend in die Länge, so daß die Blüten dieser letzteren weit über die Seiteninflorescenz emporgehoben werden. Das Blättchen *d* ist, wie aus Fig. 4 ersichtlich ist, schon zur Zeit der Anlage des ersten Blütenhöckers ziemlich entwickelt. Indes scheint es nicht immer vorhanden zu sein, so in der in Fig. 5 wiedergegebenen Inflorescenz; wenigstens konnte ich es in einigen, allerdings seltenen Fällen, nicht beobachten, obwohl unterhalb der ersten Blütenanlage eine Verletzungsstelle, die auf eine Entfernung desselben bei der Präparation hätte hindeuten können, nicht nachgewiesen werden konnte. Bisweilen scheint auf die beiden seitlichen Vorblätter noch ein mit diesen alternierendes Blattpaar zu folgen. An zwei von den vielen untersuchten Inflorescenzen beobachtete ich nämlich, daß dem Blättchen *d* gegenüber ein weiteres Blatt am Blütenstandsstiele zur Entwicklung gelangte.

### Euheliotropium DC.

Zum Gegenstande meiner weiteren Untersuchungen wählte ich *Heliotropium europaeum* L. und *H. peruvianum* L., zwei mit *Tiaridium indicum* nahe verwandte Formen, die beide der Sektion *Euheliotropium* zugerechnet werden.

Kraus<sup>1)</sup> war meines Wissens der erste, der die Inflorescenzen dieser beiden Formen genauer untersuchte. Er faßt seine Resultate

1) G. Kraus, Über den Aufbau wickeliger Verzweigungen, besonders der Inflorescenzen. Bot. Zeitg. 1871 pag. 120.

in folgende Worte zusammen: „Die nackten Wickel von *Heliotropium* und *Myosotis*, wenigstens an kräftig wachsenden Knospen, sind Monopodien. Ein dickspatelförmiger Vegetationspunkt entwickelt auf seiner Oberseite alternierend zwei Reihen von Blütenachsen.“ Die schwachen Triebe der (unter 1) genannten Pflanzen, führt er dagegen weiter unten an, könnten sich vielleicht dichotomisch entwickeln.

Goebel<sup>1)</sup> vertritt die Ansicht, daß auch diese letzteren durch monopodiale Verzweigung zustande kommen; nur wird hier die Größendifferenz zwischen dem Vegetationspunkt und der jüngsten Blütenknospe naturgemäfs geringer sein als bei günstigerer Entwicklung.

Warming<sup>2)</sup> beobachtete in den meisten Fällen dichotomische Verzweigung der Inflorescenzspitze; doch fände sich bisweilen eine Annäherung an seitliche Verzweigung. Im folgenden seien die Ergebnisse meiner Beobachtungen kurz zusammengefaßt.

Bei *Heliotropium europaeum* sind die Verhältnisse ähnliche wie bei *Tiaridium*. Die Blüten stehen wie bei dieser Pflanze von Anfang an auf der Oberseite einer dicken fleischigen Inflorescenzachse. Die Spitze derselben ist auch hier ziemlich massig und übertrifft die jüngsten Blütenanlagen bedeutend an Gröfse. Erst die vierte oder fünfte Blütenknospe (von der Spitze aus gerechnet) kommt dem Vegetationspunkt an Gröfse und Volumen gleich. Der dorsiventral-monopodiale Charakter des Blütenstandes unterliegt somit auch hier keinem Zweifel. Ebenso ist bei älteren Inflorescenzen die Entwicklung eine rein monopodiale.

An jungen Pflanzenindividuen von *Heliotropium peruvianum*, welches infolge des Vanillegeruches seiner Blüten vielfach in unseren Gärten unter dem Namen *Heliotrop* kultiviert wird, bleibt der Vegetationskegel der Inflorescenz an Gröfse hinter demjenigen von *Heliotropium europaeum* etwas zurück. Die Entwicklung ist aber immerhin noch ausgesprochen monopodiale. Ebenso ist bei dem Entwicklungsabschluß der Inflorescenz der Vegetationspunkt als solcher noch deutlich zu erkennen und vertrocknet, und von einer sympodialen Entwicklung des Blütenstandes mithin keine Rede.

Ganz andere Verhältnisse treffen wir dagegen bei alten Exemplaren der gleichen Pflanze an. Ich untersuchte junge Inflorescenzen von bereits mehrere Jahre alten Pflanzenstöcken von *H. peruvianum*. An diesen war eine auffallende Hinneigung zur dichotomischen Verzweigung der Sproßspitze wahrzunehmen, z. T. eine solche bereits

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse a. a. O. pag. 412.

2) E. Warming, a. a. O. pag. 102.

eingetreten. Fig. 7 zeigt das Ende einer derartigen Inflorescenz. Der Vegetationspunkt und die jüngste Blütenanlage, die eben ausgegliedert wird, zeigen fast genau die gleiche Gröfse. Daraus geht hervor, daß bei dieser Art mit dem Alter der Pflanzen allmählich ein vollständiger Rückfall von der monopodialen Verzweigungsweise zur dichotomischen Gabelung der Inflorescenzspitze stattfindet. Leider konnte das Verhalten des Inflorescenzvegetationspunktes bei alten, ihre Entwicklung abschließenden Inflorescenzen nicht verfolgt werden. Die Frage, ob die Spitze verkümmert, oder ob sie in eine letzte Blüte sich verwandelt, muß daher unentschieden bleiben.



Fig. 7. Ende einer in voller Entwicklung stehenden Inflorescenz von *Heliotropium peruvianum* von einem mehrere Jahre alten Stocke in seitlicher Stellung. Hier findet eine nahezu dichotomische Gabelung des Inflorescenzvegetationspunktes statt. Der Vegetationspunkt und die jüngste Blütenknospe sind so ziemlich gleich groß (in der Figur nicht bezeichnet). I, II, III, V Blütenhöcker;  $s_1$ ,  $s_2$ ,  $s_3$ ,  $s_4$  Kelchblätter.

Die Entwicklung der Blüten findet bei beiden letztbesprochenen Arten ziemlich rasch statt, bei *H. peruvianum* noch schneller als bei *H. europaeum*. Die Kelchspirale verläuft in beiden Fällen wie bei *Tiaridium indicum*:  $s_1$  liegt ausßen nach hinten,  $s_2$  innen,  $s_3$  ausßen nach vorn usw. Die Kelchspirale ist somit auch hier antidrom. Haare treffen wir an den Inflorescenzen von *H. europaeum* viel seltener als bei *Tiaridium* an; dagegen sind die Inflorescenzen und die Blüten von *H. peruvianum* wiederum reichlich mit Striegelhaaren ausgerüstet.

Bei den beiden letztbesprochenen Pflanzen, besonders bei *H. peruvianum*, sind die auf der Oberseite der Inflorescenzachse vom Vegetationspunkt abgegliederten Blütenhöcker ziemlich weit von einander getrennt. Von einer Kontaktwirkung zwischen den einzelnen Blütenknospen und damit von einem Einfluß auf die Anlage der Kelchspirale kann hier keine Rede sein. Trotzdem findet deren Entwicklung, wie wir gesehen haben, in gleicher Weise statt, wie bei *Tiaridium* oder anderen Boragineen. Schumanns Begründung (s. o. pag. 392—393) bezüglich der Kelchblattanlage trifft demnach hier nicht zu.

### Symphytum L.

Von der Gattung *Symphytum* wählte ich zwei Arten zur genaueren Untersuchung aus, nämlich *S. tuberosum* L. und *S. asper-*

rimum Sims. Meine Beobachtungen führten bei beiden Arten in der Hauptsache zum gleichen Resultate. Der Vegetationskegel an der Spitze der Inflorescenz ist auch hier verhältnismäßig massig und übertrifft die jüngste Blütenanlage mehrmals an Gröfse. Die Verbreiterung der Blütenhöcker erfolgt bei *Symphytum* ebenso wie bei den oben untersuchten *Heliotropium*arten sehr rasch, so dafs schon kurz nach Anlage der Blütenknospe, etwa bei der zweit- oder drittjüngsten Knospe, die Gröfse des Vegetationspunktes erreicht ist. Die Fig. 8

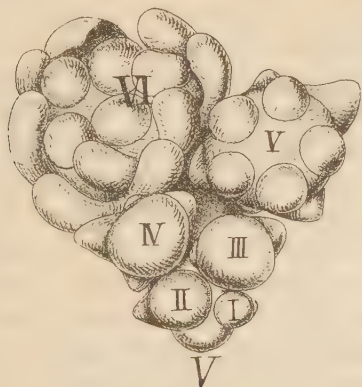


Fig. 8.



Fig. 9.

Fig. 8. Ende einer jungen Inflorescenz von *Symphytum tuberosum* von oben gesehen. V Vegetationspunkt; I bis VI aufeinander folgende Blütenknospen.  
Fig. 9. Spitze einer noch jüngeren Inflorescenz derselben Pflanze von der Seite. V Inflorescenzvegetationspunkt; I bis IV aufeinander folgende Blütenhöcker.

zeigt das Ende einer jungen Inflorescenz von *S. tuberosum* in der Oberansicht; in Fig. 9 ist die Spitze einer anderen in noch früherem Entwicklungsstadium sich befindenden Inflorescenz der gleichen Art von der Seite dargestellt. In beiden Fällen tritt die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes deutlich hervor. In Vergleichung dieser beiden Abbildungen mit den von Goebel über *S. officinale*<sup>1)</sup> und *S. asperrium*<sup>2)</sup> veröffentlichten ist ersichtlich, dafs die Inflorescenzen sämtlicher *Symphytum*arten im wesentlichen die gleichen Verhältnisse zeigen.

Von *S. tuberosum* wurden auch Enden alter Inflorescenzen untersucht. Es zeigte sich, dafs auch hier die letzten Blüten samt dem

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse a. a. O. (Fig. 32).

2) K. Goebel, Zur Entwicklungsgeschichte des Boragoïds. Flora 1902, pag. 255—263.

W. Müller, Inaug.-Diss.

Vegetationspunkt infolge Vertrocknens zugrunde gehen.<sup>1)</sup> Da eine Weiterentwicklung der zuletzt ausgegliederten Blütenanlagen nicht mehr erfolgt, so tritt das Gröfsenverhältnis zwischen dem Vegetationskegel und den letzt abgezweigten Blütenhöckern fast noch deutlicher hervor, als dies im jugendlichen Stadium der kräftigsten Entwicklung der Fall ist.

Mit der Gattung *Symphytum* haben sich verschiedene Autoren befaßt, und wir wollen nun deren Befunde mit den obigen Resultaten vergleichen.

Goebel<sup>2)</sup> stellte in seiner schon wiederholt citierten umfangreichen Arbeit „Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse“ bei den Inflorescenzen von *S. officinale* monopodiale Entwicklung fest.

Warming<sup>3)</sup> hat *S. asperrimum* zur Untersuchung gewählt. Er gibt zwar auf Seite 102 an, echte dichotomische Teilung der Inflorescenzspitze beobachtet zu haben: „Ogsaa her finder utvivlsomt kløvning Sted. Betragtes knop IV og V (F. 16 T. VIII kvastens venstre Side), vil man se, at de omtrent ere lige store, og Dalen mellem dem ligger i Midtlinien af den Cellemasse, som de tilsammen danne. Paa højre Side er der mere Forskjel, og her er den nedre knop V, større end IV, et Forhold, der maaske dog bør opfattes som hid ført ved, at V er i Færd med at gjøre de første Skridt til kløvningen, idet den tager til i Volumen i en Retning lodret paa Delingsplanet“. Aber trotz seines Bestrebens die Wickelnatur der Boragineeninflorescenz an der Hand möglichst zahlreicher Beispiele nachzuweisen, gibt er an anderer Stelle die Ungleichheit der beiden „Teilprodukte“ zu. So schreibt er weiter unten an einer schon bei *Tiaridium indicum* citierten Stelle (s. o. pag. 11!): „Paa den anden Side slaar Forgreningen over i en Pseudo-Sideknopdannelse. . . . Allerede hos *Symphytum* kan der findes Tilløb hertil; det smukkeste Exempel derpaa etc.“. Warming findet aber seiner Theorie zuliebe nur einen Übergang zu einer „Pseudo-Sideknopdannelse“ und zwar diesen nur in einigen Fällen, während nach Goebels Angaben und auch meinen eigenen Untersuchungen die Entwicklung des Blütenstandes von *S. asperrimum* stets deutlich monopodial ist, ebenso wie die von *S. officinale* und *S. tuberosum*, vorausgesetzt, daß die Entwicklung der Pflanze eine nicht zu schwächliche ist.

1) Bei *S. officinale* findet das gleiche Verhalten statt, was Goebel bereits in seiner Abhandlung „Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse“ angibt

2) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O. pag. 411.

3) E. Warming, Forgreningsforhold hos *Fanerogamerne*, a. a. O.

Warmings Ansicht hatte schon Kaufmann<sup>1)</sup> ausgesprochen. Derselbe überzeugte sich nach seinen Angaben, daß „die Entwicklung der cymes scorpioïdes von *Symphytum peregrinum* durch wiederholte Dichotomie des Scheitels einer Axillarknospe erfolge“. Es ist aber nicht sehr wahrscheinlich, daß hier gegenüber den anderen *Symphytum*-arten ein abweichendes Verhalten in der Entwicklung der Blütenstände stattfinden sollte. Ähnliche Beobachtungen wie Warming und Kaufmann machten Pedersen<sup>2)</sup> und Schumann.<sup>3)</sup>

Čelakovsky,<sup>4)</sup> der, wie bereits oben erwähnt, aufs nachdrücklichste die sympodiale Natur der Boragineeninflorescenz verteidigt, kann allerdings nicht umhin, für *S. officinale* die von Goebel angegebenen entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen als vollkommen richtig anzuerkennen. Gleichwohl gibt er aber die monopodiale Entwicklung der *Symphytum*-inflorescenz nicht zu, sondern sucht auch hier den Wickelcharakter zu beweisen, indem er pag. 367 schreibt: „Wenn aber der Vegetationspunkt so mächtig erscheint wie bei *Symphytum* (Goebel) oder gar bei *Klugia* oder *Urtica*, wo ebenfalls Wickeln vorliegen, so muß man wohl annehmen, daß der Vegetationspunkt bereits mehrere konsekutive Sprossanlagen in sich enthalte, deren Anlegung noch mehr beschleunigt worden, so daß eine Art Prolepsis der Sprossanlagen im Vegetationspunkt stattfindet“. Es ist dies eine Anschauung, die bis zu einem gewissen Grade mit dem Grundprinzip der durchaus irrigen Evolutionstheorie vollständig übereinstimmt<sup>5)</sup>. In einer später veröffentlichten Abhandlung<sup>6)</sup> sagt er: „Die für die Boragineenwickel überhaupt typische Entwicklungsweise habe ich auch bei *Myosotis palustris*, *Heliotropium peruvianum* und *Symphytum officinale* beobachtet. Bei sehr kräftigem Wachstum der Wickel kommt es aber nach G. Kraus und Goebel bei den genannten Gattungen vor, daß die Blüten deutlich als seitliche Anlagen an einem vorgebildeten Monopodium entstehen (was ich nie gesehen habe, aber nicht im geringsten bezweifle). Es muß aber diese Modifikation des Wachstums jedenfalls aus der gewöhnlichen Entwicklungs-

1) N. Kaufmann, Bot. Zeitg. 1869 pag. 885 (Referat).

2) Pedersen, Botanisk Tidsskrift 1873.

3) K. Schumann, Untersuchungen über das Boragoïd, a. a. O.

4) L. Čelakovsky, Über die Blütenwickel der Boragineen. Flora 1880 pag. 363.

5) Vergl. auch K. Goebel, Vergl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane, a. a. O. pag. 101.

6) L. Čelakovsky, Neue Beiträge zum Verständnis der Boragineenwickel. Flora 1881 pag. 489.

weise abgeleitet werden, da an der Wickelnatur der Boragineeninflorescenz nicht im geringsten mehr zu zweifeln ist“. Dafs die Boragineeninflorescenzen phylogenetisch aus Wickeln hervorgegangen sind, wird ja in neuerer Zeit allgemein zugegeben; nur bildet das von Čelakovsky oben angeführte „sehr kräftige Wachstum der Wickel“ nicht das Aufsergewöhnliche, wie er und mit ihm alle, die an der Wickelnatur der Boragineenblütenstände festhalten, annehmen, sondern in den weitaus meisten Fällen das Normale.

Vor einigen Jahren wurde die Entwicklung des Blütenstandes von *Symphytum officinale* neuerdings von Muth<sup>1)</sup> verfolgt. Derselbe kommt sowohl vom ontogenetisch-anatomischen wie vom phylogenetischen Standpunkte aus zu der Ansicht, dafs „der Blütenstand dieser Pflanze nicht als zu den monopodialen, sondern nach der üblichen Einteilung als zu den sympodialen gehörig, dem Wickel nahe verwandt, zu bezeichnen ist“. Muth bezeichnet die von Goebel über *S. officinale* gemachten Angaben als unrichtig. Auf Seite 73 schreibt er mit Bezug auf Goebels Figur 32: „Diese entspricht, was das Ende der Inflorescenz und die Ausgliederungsweise der jungen Anlagen betrifft, den tatsächlichen Verhältnissen nicht. Derartige Bilder konnte der Verfasser weder an jungen noch an älteren Inflorescenzen beobachten etc.“. Auf pag. 72 schreibt er: „Was die von Goebel angegebenen Gröfsenverhältnisse des Vegetationskegels im Vergleich zu den jüngsten Blüten betrifft, so mufs ich betonen, dafs dieselben vor allem sehr schwankend sind, und dafs eine auffallende Massigkeit des ersteren im Verhältnis zu den letzteren nirgends zu beobachten war. Besonders die Verhältnisse am Ende eines älteren *Borago*-öids, wie sie in Fig. 3 Tafel XI dargestellt sind, zeigen gerade das Umgekehrte“.

Ich konnte bei den von mir untersuchten Präparaten ein „sehr schwankendes Gröfsenverhältnis des Vegetationskegels im Vergleich zu den jüngsten Blüten“ bei allseitiger Beobachtung der Inflorescenzspitze nicht wahrnehmen, insofern eine deutlich merkbare Gröfsendifferenz zwischen dem ersteren und den letzteren sich zeigte. Freilich sind Gröfsenschwankungen nicht unmöglich, indem bekanntlich wechselnde Ernährungsbedingungen verschieden auf die Entwicklung der Inflorescenz einwirken: bei einigermaßen günstiger Ernährung tritt der monopodiale Charakter der Inflorescenz stets deutlich hervor; bei mehr oder weniger ungünstiger Nahrungszufuhr wird die Gröfsendifferenz zwischen dem Vegetationspunkt und den jüngsten Blüten

---

1) Fr. Muth, a. a. O. pag. 85.

entsprechend geringer sein. Muth scheint seine Versuchspflanzen unter sehr wechselnde, im allgemeinen aber ungünstige Wachstumsbedingungen gebracht zu haben. Was alte Inflorescenzen betrifft, so habe ich bereits auf Seite 21–22 angeführt, daß bei solchen (von *S. tuberosum*) die Größendifferenz fast ebenso deutlich hervortritt als bei jungen Inflorescenzen, und ähnlich sind die Verhältnisse bei *S. officinale* und *S. aspernum* (nach Goebel), was mit Muths Angaben in direktem Widerspruch steht. Allerdings waren meine Versuchspflanzen unter normal günstigen Bedingungen kultiviert.

Weiter unten (pag. 72) führt Muth aus, daß bei Anlage der Blüten ein Ausgliederungsmodus vorkommt, bei dem der Vegetationspunkt in zwei ungefähr gleiche Hälften geteilt wird. Goebels Ansicht, daß die Angaben über die Dichotomie des Boragineeninflorescenzvegetationspunktes überhaupt auf unvollständiger Beobachtung beruhen, sei infolgedessen nicht richtig. Doch muß auch ich nach meinen Untersuchungen die Ansicht Goebels bezüglich der meisten Boragineengattungen teilen. Von einer echten Dichotomie (im Sinne von Kaufmann) könne aber nach Muths Auffassung auch nicht die Rede sein; denn eine vollkommene Gleichheit der beiden „Teilprodukte“ finde nicht statt und „die Teilung des Vegetationspunktes in zwei ungefähr gleiche Hälften“ werde oft nicht eingehalten; es kämen vielmehr alle Verhältnisse in der Größe der „Teilprodukte“ vor. Eine Teilung der Inflorescenzspitze findet aber nicht statt. Das führt auch Goebel<sup>1)</sup> in seiner Entgegnung auf Muths Angriffe aus: „... Nur bei Oberansichten macht es den Eindruck, als ob eine »Teilung« des Vegetationspunktes eintreten würde. Die Seitenansichten zeigen, daß die »Teilung« nicht auf die ganze Flanke herunter geht“. Pag. 261 schreibt Goebel: „Vorausgesetzt nun, daß eine »Teilung« eintreten würde, bei der stets ein Teilstück größer als das andere ist, so würde das letztere als Seitensprossung des ersteren erscheinen, welches als der fortwachsende Vegetationspunkt des Sympodiums betrachtet werden kann. Dies war die Auffassung, zu der ich früher gelangte und die ich auch jetzt wieder bestätigt finde, wenn ich aufgehellte Enden von Boragoïden unter Drehung von allen Seiten her betrachte. Ich fand es nicht bestätigt, daß — wie Muth angibt — eine »Teilung« des Vegetationspunktes des Boragoïds eintritt, wobei die Teilstücke dann zu einzelnen Blüten auswachsen würden. Vielmehr bleiben die Basalstücke der Blüten von Anfang

1) K. Goebel, Zur Entwicklungsgeschichte des Boragoïds. Flora 1902, pag. 255–263.

an miteinander in Zusammenhang, das Sympodium ist nicht ein nachträglich entstehendes, sondern ein „congenitales“. Darin ist auch begründet, daß das zur Blüte (mit freiem Stielteil) werdende Stück bei allseitiger Betrachtung kleiner erscheint als der Rest“.

Über die Anlage der Kelchspirale bei der Gattung *Symphytum* liegen Angaben von Schumann und Muth vor. Schumann<sup>1)</sup> schreibt in seiner Abhandlung „Neue Untersuchungen über den Blütenanschlufs“ darüber folgendes: „Von denjenigen Gattungen, welche der Begleitblätter entbehren, habe ich nur *Symphytum* genauer untersucht und gefunden, daß bei dieser Gattung wenigstens zuweilen eine Abänderung in der Kelchanlage bemerkt wird. Ich beobachtete und sehe aus der betreffenden Figur, daß auch Goebel (in den Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg t. XII Fig. 32, jüngste Anlage auf der rechten Seite) dieselbe Erfahrung aufgezeichnet, wenn auch nicht ausdrücklich bemerkt hat, daß zuerst ein Kelchblatt an der freien Außenseite des Primordiums auftritt (Taf. VII Fig. 15,  $s_1$ ) und dann ein zweites zwischen ihm (Taf. VII Fig. 15,  $s_2$ ) und dem zweitfolgenden Primordium, das mit ihm auf gleicher Seite gelegen ist, und das noch mit dem vorausgehenden gegenüberliegenden und dem Vegetationspunkt in sehr enger Berührung steht. Erst nachher erscheint ein Kelchblatt in der Lücke zwischen der nächst vorausgehenden und nächst folgenden Blüte, also an der Stelle, welche bei den beblatteten Boragoïden von  $s_2$  eingenommen wird“. Muth<sup>2)</sup> unterscheidet bezüglich der Kelchblattanlage bei *Symphytum officinale* vier Gruppen (s. o. pag. 13!). Was zunächst die dritte Gruppe anbetrifft — die beiden ersten Gruppen lagen außerhalb des Bereichs meiner Untersuchungen —, so verweist Muth auf seine Fig. 14 Taf. X: „Die Kelchblätter entstehen an den Ecken und zwar im vorliegenden Falle  $s_1$  oben und  $s_2$  unten an den inneren Ecken,  $s_3$  wird an der Ecke hinten,  $s_4$  und  $s_5$  in der Mitte seitlich angelegt. Wie weit hier eine Varianz stattfindet, vermag ich nicht zu entscheiden. In späteren Stadien, d. h. bei älteren Boragoïden, werden die Sepalen in der Regel, soweit ich konstatieren konnte, quincuncial  $s_1$  vorn angelegt“. Zur vierten Gruppe bemerkt Muth, die Ausgliederungsweise sei hier fast stets quincuncial; nur selten trete eine Varianz in der Aufeinanderfolge der Kelchblätter ein, was Muth auf wechselnde Kontaktverhältnisse zurückführt.

1) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschlufs. Leipzig 1890 pag. 308.

2) Fr. Muth, a. a. O. pag. 88.

Beide Autoren, Schumann sowohl als auch Muth, stimmen nach dem Obigen darin miteinander überein, daß nach ihren Beobachtungen zuweilen eine Abänderung in der Kelchanlage stattfindet, eine Varianz, die ich an keinem der von mir untersuchten Präparate beobachten konnte, indem sich mir immer derselbe Ausgliederungsmodus der Kelchanlage zeigte. Was diesen anlangt, so gibt Muth in den meisten Fällen quincunciale Entstehung der Kelchblätter an, und zwar soll die Kelchspirale vorn beginnen. Nach Schumann findet eine quincunciale Entstehung der Kelchanlage nicht statt, indem die beiden äußeren Kelchblätter zuerst (aber nacheinander) entstehen, während das nach innen gelegene erst an dritter Stelle sich entwickelt.

Nach meinen Beobachtungen ist die Entwicklung des Kelches analog der von *Tiaridium* und *Heliotropium*:  $s_1$  entsteht auf der Außenseite der Blüte und zwar nach hinten, gegen die älteren Inflorescenzteile zu, wie dies auch Goebel angibt (vgl. pag. 12!);  $s_2$  liegt innen,  $s_3$  wiederum außen, aber nach vorn;  $s_4$  entwickelt sich auf der Hinterseite der Blüte,  $s_5$  auf deren Vorderseite, gegen die Inflorescenzspitze zu.

Die Inflorescenzen sowie die Kelchblätter der älteren Blüten sind bei der Gattung *Symphytum* reichlich mit Striegelhaaren ausgerüstet. Bei *S. tuberosum* zeigen die unteren Teile des Inflorescenztieles Striegelhaare, die an ihrer Spitze hakenförmig eingekrümmt sind, ähnlich wie solche in Engler-Prantls natürlichen Pflanzenfamilien für den Kelch mancher *Myosotis*-arten und das Blatt von *Symphytum officinale* beschrieben sind.<sup>1)</sup>

### *Myosotis* L.

Auch die Gattung *Myosotis* war wiederholt Gegenstand der Untersuchung. Die Resultate der verschiedenen Autoren gehen hier wie bei der eben beschriebenen Gattung z. T. nicht unerheblich auseinander. Kraus<sup>2)</sup> tritt für die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes von *Myosotis* ein, soweit es sich wenigstens um kräftig ernährte Individuen handelt. Kaufmann<sup>3)</sup>, der von dieser Gattung *M. palustris* genauer untersuchte, betrachtet dagegen die Inflorescenzen derselben ebenso wie die von *Symphytum* als „cymes scorpioides“ und gibt echte dichotomische Verzweigung der Inflorescenzspitze an. Im gleichen Sinne schreibt Warming<sup>4)</sup>: „Vel betragter han de kraftigt

1) A. Engler und K. Prantl, a. a. O. pag. 73.

2) G. Kraus, a. a. O. pag. 121; s. auch o. pag. 18!

3) N. Kaufmann, a. a. O. pag. 885.

4) E. Warming, a. a. O. pag. 104; vgl. auch pag. 102!

voksende Svikler hos *Heliotropium* og *Myosotis* som Monopodier, medens jeg nærmest har fundet dichotomisk anlagte Sympodier“.

Goebel<sup>1)</sup> fand seine Ansichten bezüglich der monopodialen Entwicklung des Boragineenblütenstandes insbesondere bei der Gattung *Myosotis* vollauf bestätigt. Er schreibt auf pag. 409: „Am einfachsten und klarsten liegen die Verhältnisse bei *Myosotis* und *Symphytum*. Besonders bei ersterer Pflanze bedarf es keiner durchsichtig machenden Mittel, sondern nur sorgfältiger Präparation und Betrachtung von allen Seiten, um die Verhältnisse zu erkennen. Die vorzugsweise untersuchte Art war *M. hispida*, von der die andern nicht abweichen. Die Inflorescenz ist kein Sympodium, sondern ein Monopodium. Sie besitzt einen fort-dauernd tätigen Vegetationspunkt etc.“ Diese entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen wurden dann auch von Čelakovsky bestätigt (vgl. pag. 23!).

Mit diesen Angaben Goebels stimmen meine Beobachtungen insoweit überein, als auch ich die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes der Gattung *Myosotis* in allen Fällen bestätigt fand. Ich untersuchte zunächst *M. palustris* Roth; den Vegetationspunkt fand ich hier im Verhältnis zu den jüngsten Blütenanlagen viel massiger und größer als bei der Gattung *Symphytum*, und dieses Verhältnis zeigte sich mir bei allen präparierten Objekten, wenn ich dieselben von allen Seiten betrachtete; und ich war keineswegs bestrebt, etwa nur kräftige Exemplare auszuwählen. Weniger stark ausgebildet fand ich dagegen die Massigkeit des Vegetationspunktes bei einer anderen Form, einer Varietät von *M. palustris*, dem *M. Rehsteineri*. Aber auch hier hatte der Vegetationspunkt bei allseitiger Betrachtung ansehnlichere Größe und bedeutenderes Volumen als die beiden jüngsten Blütenanlagen. Da aber zwischen beiden Arten eine Verschiedenheit in der Quantität der Nahrungszufuhr, scheinbar wenigstens, nicht anzunehmen war, so ist bei *M. Rehsteineri* gegenüber *M. palustris* ein Rückschlag, bzw. ein weniger weit gediehener Fortschritt in der Ausbildung des Monopodiums zu konstatieren.

Von *M. Rehsteineri*, sowie von *M. silvatica* Hoffm. wurden auch alte, am Ende ihrer Entwicklung angelangte Inflorescenzen in Untersuchung genommen. Beide Arten zeigten den oben besprochenen Boragineen ganz entsprechende Verhältnisse: die Spitze der Inflorescenz mit den letzten Blütenanlagen kommt nicht mehr zu voller Entwicklung und vertrocknet; der Vegetationspunkt selbst ist deutlich größer als diese letzteren. Wie oben (pag. 16) angeführt, beobachtete Čelakovsky bei *M. sparsiflora* am Ende der Blütenstands-

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O.

entwicklung die Umwandlung des Inflorescenzvegetationspunktes in eine letzte Blüte. Dieses Verhalten scheint in der Armblütigkeit der genannten Art begründet zu sein. (Durch diese Annahme fände auch die geringere Ausbildung des Monopodiums bei *M. Rehsteineri*, welche gegenüber den anderen *Myosotis*-arten eine mit weniger reichblütigen Inflorescenzen ausgestattete Zwergform darstellt, einigermaßen ihre Erklärung.) Die von mir untersuchten *Myosotis*-arten, deren Blütenstände wie die der meisten Boragineen ziemlich reichblütig sind, und deren Blüten dichtgedrängt auf der Oberseite der Inflorescenzachse stehen, zeigten nie diese Erscheinung.

Was die Ausgliederung des Kelches anbetrifft, so weichen die von mir untersuchten *Myosotis*-arten in auffallender Weise von den übrigen untersuchten Boragineen ab. Das erste Kelchblatt entwickelt sich nämlich immer auf der Außenseite der Blüte nach vorn, an der Stelle, wo bei anderen Boragineen  $s_3$  steht.  $s_2$  wird innen angelegt und ist infolge Kontaktwirkung meist aus der Mitte des Blütenhöckers etwas verschoben;  $s_3$  steht außen nach hinten, wo bei anderen Boragineen  $s_1$  sich entwickelt.  $s_4$  liegt auf der Vorderseite der Blütenanlage gegen die Inflorescenzspitze zu;  $s_5$  endlich entwickelt sich auf deren Hinterseite gegen die älteren Teile der Inflorescenz hin. Die Kelchspirale ist in beiden Blütenreihen ebenfalls gegenläufig und so kommt es, daß der Verlauf derselben in beiden Reihen entgegengesetzt ist zu dem der übrigen Boragineen. Bei diesen verläuft die Kelchspirale auf der rechten Blütenreihe rechtsdrehend (im Sinne des Uhrzeigers), auf der linken Blütenreihe linksdrehend; bei jenen (und wahrscheinlich allen Arten der Gattung *Myosotis*) verläuft die Spirale auf der linken Blütenreihe im Sinne des Uhrzeigers, auf der rechten Reihe im entgegengesetzten Sinne.

Die Inflorescenzen von *M. Rehsteineri* sind fast ganz kahl; nur die Kelchblätter der älteren Blüten tragen vereinzelt kurze einzellige Haare. Bei *M. palustris* und *M. silvatica* beginnt dagegen die Behaarung der Inflorescenzachse schon kurz hinter der Spitze, und die Kelchblätter der älteren Blüten sind dicht mit Trichomen besetzt. Bei *M. silvatica* ist die Basis des Kelches weiterhin mit Haaren bedeckt, deren Spitze ähnlich wie die der am Blütenstandsstiele von *Symphytum tuberosum* sitzenden nach abwärts gekrümmt ist.

#### Mertensia Roth.

Die Inflorescenzen der Gattung *Mertensia*, über die bisher, soviel mir bekannt ist, keine Beobachtungen vorliegen, entwickeln sich eben-

falls monopodial. Als Untersuchungsobjekt wurden die Enden sowohl jugendlicher als auch vorgeschrittener und alter Blütenstände von *M. sibirica* (L.) G. Don verwendet. An jungen Inflorescenzen ist auch bei dieser Pflanze eine fortlaufende monopodiale Achse vorhanden, auf deren Oberseite die Blüten sich entwickeln. Den Größenunterschied zwischen dem Vegetationspunkt und der jüngsten Blütenknospe fand ich zwar hier geringer als bei anderen Boragineen, aber trotzdem war ein solcher noch deutlich wahrnehmbar; auch bei alten Inflorescenzen ist der Vegetationspunkt noch als solcher zu erkennen. Den Abschluß der Entwicklung bildet wiederum die Vertrocknung desselben zusammen mit den jüngsten Blüten.

Von *M. lanceolata* DC. standen mir nur ältere Inflorescenzen (und auch diese nur in geringer Zahl) zur Verfügung. Die hier herrschenden Verhältnisse sind aber offenbar dieselben wie bei der vorigen Art.

Die Kelchblattanlage entpricht bei der Gattung *Mertensia* vollkommen der von *Heliotropium* und *Symphytum*. Eine Behaarung der Inflorescenz fehlt bei beiden Arten vollkommen.

Die Ernährung der von mir zur Untersuchung benützten Pflanzen war eine günstige. Bei geringerer Nahrungszufuhr und bei weniger kräftiger Entwicklung der Pflanze dürfte indes hier ein mehr oder weniger weitgehender Übergang zur dichotomischen Verzweigung des *Sympodiums* eintreten.

### *Omphalodes* Moench.

Die vorzugsweise untersuchte Art dieser Gattung war *O. linifolia* Moench. Diese zeigt wie alle anderen Arten der Gattung *Omphalodes* in der Entwicklung ihrer Inflorescenzen dieselben Verhältnisse, wie sie bei der Gattung *Myosotis* anzutreffen sind und von Goebel<sup>1)</sup> für diese letztere beschrieben wurden. Die Anlage zeigt auch hier deutlich, daß die Inflorescenz von Anfang an dorsiventrale Beschaffenheit besitzt, insofern die jungen Blüten auf der Rückenseite der gemeinsamen Inflorescenzachse angelegt werden. Bei fortschreitender Entwicklung des Blütenstandes treten dieselben Veränderungen ein wie bei der Gattung *Myosotis*. Goebel beschreibt dieselben folgendermaßen: „Die hauptsächlichste Veränderung der Anlage gegenüber besteht in der Streckung derjenigen Teile der Inflorescenzachse, die zwischen den einzelnen Blüten liegen, mit anderen Worten, der Internodien der ersteren. Diese Streckung ist namentlich bei *Myosotis*

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O. pag. 412.

eine sehr beträchtliche. Die zweite Veränderung besteht darin, daß die älteren Blüten sich meist um  $90^{\circ}$  herüberbiegen, somit die Blütenstiele der beiden Reihen, die vorher in zwei — annähernd — parallelen und auf der Rückenseite senkrechten Ebenen standen, in eine Ebene zu liegen kommen; ein Umstand, der, wie ich glaube, bei der Aufstellung der Wickeltheorie nicht ohne Bedeutung gewesen ist, da er die Stellung der Blüten einigermaßen verwischt. Schon vorher hat sich die Inflorescenzachse durch gesteigertes Wachstum ihrer Bauchseite gerade gestreckt. Dabei sind gewöhnlich die Blüten, welche an der Stelle stehen, wo die Geradestreckung beginnt, zugleich die im Aufblühen begriffenen, eine Erscheinung, die, wie ich glaube, für die Befruchtung der Blüten ebenso zweckmäÙig ist, wie jenes Herüberbiegen der älteren Blüten für die Ausstreuung des Samens“.

Aus dem Angeführten ist ersichtlich, daß die vorherrschende Entwicklungsweise der *Omphalodes*inflorescenz die monopodiale ist. Der gleichen Ansicht ist auch Warming<sup>1)</sup>, der bei anderen Boragineen eifrig bestrebt ist, die Wickel- und Dichotomietheorie zu retten. Er schreibt darüber: „... vel benævner han Sviklerne hos *Omphalodes* (og *Solanum nigrum*) »dichotomisk anlagte Sympodier«, medens jeg hyppigere har fundet Sideforgrening“. Kraus<sup>2)</sup>, der ebenfalls die *Omphalodes*inflorescenz näher untersuchte, gibt das Gegenteil an. Doch, fährt er weiter unten fort, könne man in manchen Fällen im Zweifel sein, ob nicht die scheinbare Dichotomie durch das Hervortreten einer Seitenachse dicht unter dem Vegetationskegel hervorgebracht sei.

Neben dieser gewöhnlichen monopodialen Entwicklungsweise des Sympodiums aber beobachtete ich bei der gleichen Art und an Individuen, welche unter äußerlich gleichen, günstigen Bedingungen



Fig. 10. Junge Inflorescenz von *Omphalodes linifolia*. Zu beiden Seiten der Terminalblüte *Tb* ist in der Achsel eines jeden Vorblattes je ein Boragoïd zur Entwicklung gelangt; beide Einzelboragoïde verzweigen sich dichotomisch. *I* erster Blütenhöcker des linken bzw. rechten Einzelboragoïds.

1) E. Warming, a. a. O. pag. 104. — Natürlich verlangt es Warmings Theorie, daß er auch die Inflorescenzen von *Omphalodes* ebenso wie die von *Tiaridium indicum* als „pseudomonopodiale“ Sympodien betrachtet.

2) G. Kraus, a. a. O. pag. 121.

kultiviert waren, einen sehr wesentlichen Übergang zur dichotomischen Gabelung der Inflorescenzspitze, zur ursprünglichen Wickel. Fig. 10 zeigt die genaue Wiedergabe eines solchen Falles. In der Achsel der beiden Vorblätter der Terminalblüte *Tb* entwickelt sich je ein Boragoïd. Das linke dieser beiden Boragoïde hat bereits eine Blütenanlage (*I*) vollkommen ausgegliedert, während die Spitze der Inflorescenz im Begriffe steht, durch dichotomische Gabelung eine zweite Blütenanlage und eine neue Spitze des Sympodiums zu bilden. Die Teilungsfurche ist bereits deutlich sichtbar. Das rechte Boragoïd befindet sich in der Entwicklung dem linken gegenüber etwas zurück. Die erste Blütenanlage (*I*) tritt schon deutlich hervor, ist jedoch noch nicht vollständig vom Vegetationspunkt abgetrennt. Die Verzweigung war offenbar auch hier eine dichotomische; nur ist der eine Gabelteil, die Inflorescenzspitze, infolge rascheren Wachstums bereits etwas größer geworden. Er schickt sich an, sich weiter zu teilen; doch ist eine Teilungsfurche noch nicht zu erkennen. Indes wird jedenfalls auch bei diesem Boragoïd die Weiterverzweigung eine dichotomische oder nahezu dichotomische sein. So findet man also bei *O. linifolia* bei scheinbar gleichen Wachstumsbedingungen hin und wieder neben der vorherrschenden monopodialen Entwicklung des Sympodiums Inflorescenzen mit echter dichotomischer Teilung der Inflorescenzspitze.

Leider konnte ich nicht mehr am Ende ihrer Entwicklung angelangte Inflorescenzen von *O. linifolia* in Untersuchung nehmen, um mich über das Schicksal des Inflorescenzvegetationspunktes zu informieren. Doch standen mir einige solche von *O. verna* Moench, einer Art, die durch die Armblütigkeit ihrer Inflorescenzen vollkommen an das von Čelakovsky beschriebene *Myosotis sparsiflora* erinnert, zur Verfügung. Zur Untersuchung junger Entwicklungszustände war es hier schon zu spät; an völlig entwickelten Blütenständen dieser Art aber konnte ich einen Vegetationspunkt nicht wahrnehmen. Eine Verletzung der Inflorescenzspitze war nirgends zu sehen. Somit scheint hier, ähnlich wie dies Čelakovsky für *M. sparsiflora* angab, der Vegetationspunkt vollständig in eine letzte Blüte sich verwandelt zu haben, die den Abschluß der Inflorescenz bildet. Wenn man dieses Verhalten der am Ende ihrer Entwicklung angelangten Inflorescenzen der beiden letztgenannten Pflanzen mit dem vergleicht, welches so viele andere Boragineen mit reichblütigen Inflorescenzen bei Abschluß der Blütenbildung zeigen, so wird man als Ursache desselben die Armblütigkeit dieser beiden Arten annehmen dürfen.

Die Entwicklung der Blüten findet bei *O. linifolia* ziemlich rasch statt. Die Kelchblattanlage fand ich des öfteren übereinstimmend mit *Symphytum*. Häufiger zeigte sich jedoch eine scheinbare Drehung der ganzen Kelchspirale, insofern als das erste Kelchblatt zwar auf der Außenseite der Blüte, aber nicht nach hinten, sondern rein seitlich gelegen war, also an der Stelle, die z. B. bei *Symphytum*blüten zwischen  $s_1$  und  $s_3$  liegt. Bei der Terminalblüte scheint, wenigstens in Fig. 10 *Tb*, das erste Kelchblatt auf der Hinterseite gelegen zu sein, die Kelchblätter ebenfalls in quincuncialer Reihenfolge sich zu entwickeln. Ob dies jedoch eine konstante Erscheinung ist, habe ich nicht ermittelt.

Die entwicklungsgeschichtlichen Erscheinungen, wie sie an den obigen Arten geschildert wurden, treffen in der Hauptsache auch für diejenigen Boragineen zu, deren Blütenstände zu den sogenannten „beblätterten Wickeln“ gehören. Die meisten Autoren haben zwar besonders für diese dichotomische Verzweigung der Inflorescenzspitze festgestellt; Goebel<sup>1)</sup> hat indes auch hier die Entwicklung der Inflorescenz genau verfolgt und nachgewiesen, daß die Angaben über Dichotomie ungenau sind. Die Entwicklung des Sympodiums findet nach seinen Angaben auch bei den mit beblätterten Inflorescenzen ausgerüsteten Boragineen in monopodialer Weise statt, insofern die Inflorescenz einen „einzigen apikalen, während des ganzen Wachstums derselben funktionierenden“ Vegetationspunkt besitzt, auf dessen Oberseite abwechselnd rechts und links die Blütenanlagen als seitliche Auszweigungen hervorsprossen. Nur ist derselbe bei ihnen (bei *Anchusa* und noch mehr bei anderen Arten) im Verhältnis zu den jüngsten Blüten noch kleiner als bei den Boragineen, deren Inflorescenzen der Begleitblätter entbehren. Daraus ist zu ersehen, daß jene eine niedrigere Stufe in der phylogenetischen Fortentwicklung zum Monopodium einnehmen und somit dem ursprünglichen Typus näher stehen als diese. Es ist auch klar, daß unter ungünstigen Verhältnissen hier ein Rückschlag zur dichotomischen Verzweigung leichter erfolgt als bei den nackten Boragineeninflorescenzen.

Überblickt man die ganze Streitfrage, so wird man nach meiner Auffassung zu folgendem Resultate gelangen: Die Blütenstände der Boragineen sind offenbar von Wickeln abzuleiten, deren Verzweigung durch dichotomische Gabelung der Inflorescenzspitze zustande kommt. Im Laufe der Stammesgeschichte hat sich jedoch die sympodiale

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O.

Ausbildung der Inflorescenz zu einem dorsiventralen<sup>1)</sup> Monopodium weiterentwickelt. Bei den meisten Boragineen, deren Inflorescenzen Begleitblätter besitzen, blieb diese phylogenetische Fortbildung auf einer niedrigen Stufe stehen; der monopodiale Charakter der Inflorescenz tritt weniger deutlich hervor. Dagegen entwickeln sich die Blütenstände von *Symphytum* und die der meisten Boragineen mit nackten Inflorescenzen rein monopodial. Unter diesen nimmt *Omphalodes linifolia* (und vielleicht noch andere *Omphalodes*-arten) insofern eine etwas isolierte Stellung ein, als bei dieser Pflanze selbst unter äußerlich gleich günstigen Bedingungen neben der vorherrschenden monopodialen Ausbildung des Sympodiums gelegentlich auch dichotomische Verzweigung der Inflorescenzspitze vorkommt. Am ausgeprägtesten ist dieser Fortschritt bei den Blütenständen von *Tiaridium indicum* und *Heliotropium europaeum*, wo der monopodiale Charakter der Inflorescenz stets unverkennbar ist. — Von beachtenswerter Bedeutung erscheint bei der Beurteilung der ganzen Frage der Umstand, daß unter ungünstigen Wachstumsbedingungen ein mehr oder weniger bemerkbarer Rückgang in der Ausbildung des Monopodiums eintritt. Ebenso wird bei zunehmender Erschöpfung des Inflorescenzvegetationspunktes (an alten Inflorescenzen) sowie bei zunehmendem Alter des ganzen Individuums (vgl. *Heliotropium peruvianum*) das Größenverhältnis zwischen dem Vegetationspunkt und den jüngsten Blüten bis zu einem gewissen Grade verringert. Bei reichblütigen Inflorescenzen, wie sie den meisten Boragineen zukommen, verkümmert der Inflorescenzvegetationspunkt samt den letzten Blüten; bei armblütigen (*Myosotis sparsiflora* nach Čelakovský, *Omphalodes verna*) dagegen

1) Die Dorsiventralität der Boragineeninflorescenz, die schon im Vegetationspunkt zum Ausdruck kommt, muß nochmals betont werden. Besonders deutlich ist dieselbe bei den mit Begleitblättern versehenen Inflorescenzen zu erkennen: Die Ausgliederung der Blüten erfolgt auch hier auf der Oberseite der Inflorescenzachse, nur entstehen sie tiefer am Vegetationspunkt als dies bei den mit blattlosen Inflorescenzen ausgerüsteten Boragineen der Fall ist (vgl. Goebel, a. a. O. pag. 416: „Es könnte den Anschein haben, als erfolge die Verzweigung in der Tat, wie dies von denjenigen, welche eine Dichotomie annehmen [Kaufmann, Kraus, Pedersen, Warming], behauptet wird, in einer Ebene. Dieser Anschein rührt daher, daß die Blütenanlagen nicht wie bei *Myosotis* etc. unmittelbar auf der breiten Rückenseite selbst stehen. Sie entspringen mehr seitlich und tiefer am Vegetationspunkt [d. h. mehr gegen die Bauchseite hin] als bei *Symphytum* etc.“). Die Begleitblätter, die schon vor den entsprechenden Blüten am Vegetationspunkt entstehen, sind auf den Flanken desselben („auf dem unteren Teile derselben gegen die Bauchseite hin“) inseriert, während die Bauchseite der Inflorescenz vollkommen frei von irgendwelchen Organanlagen ist.

scheint derselbe beim Abschlufs der Inflorescenzentwicklung in eine letzte entwicklungsfähige Blüte sich zu verwandeln.

### Die Entwicklung der Blütenstände der Solanee *Hyoscyamus niger* L.

Im Zusammenhang mit den Boragineeninflorescenzen wurden meist auch die Blütenstände der Familie der Solaneen in den Bereich der Untersuchungen einbezogen und eingehend erörtert. Unter diesen gleichen besonders die Inflorescenzen der Gattung *Hyoscyamus* völlig den „beblätterten“ Boragoïden, weshalb sie auch von den verschiedenen Autoren eine verschiedene Erklärung fanden. Die meisten der älteren Forscher hielten dieselben, ebenso wie die mit Begleitblättern versehenen Boragineeninflorescenzen, für echte Wickel und behaupteten, daß die Verzweigung derselben durch Dichotomie erfolge. So auch Kraus und Warming. Der erstere schreibt in seiner schon oben wiederholt zitierten Abhandlung<sup>1)</sup>: „Unzweideutige Dichotomie findet, wie Kaufmann wenigstens für *Anchusa* richtig angibt, bei den beblätterten Wickeln statt (*Anchusa*, *Cerinthe*, *Borago*, *Hyoscyamus*). Ein an der zur Blüte gewordenen Hauptachse entstandenes Blatt trägt in seiner Achsel einen anfangs halbkugeligen Vegetationskegel; derselbe verbreitert sich parallel der Blattfläche und teilt sich durch eine zur Blattfläche senkrecht stehende Ebene in zwei anfänglich gleiche Kegel. Der eine wird zur Blüte, der andere bildet unter 90° zum vorigen Blatt ein neues und in dessen Achsel die Dichotomie wie vorher. Die Dichotomieebenen stehen also senkrecht aufeinander und auf der Blattfläche; es erklärt sich daraus, daß die Blätter stets zwischen sympodialer Achse und Blüte stehen“.

Der letztere<sup>2)</sup> gelangt nicht nur bezüglich der Gattung *Hyoscyamus*, sondern auch bezüglich der ganzen Familie der Solaneen zu den gleichen Ergebnissen wie Kraus und faßt dieselben folgendermaßen zusammen: „Resultaterne af mine Undersøgelser over denne Familie ere altsaa disse: vedden sædvanlige Forgrening af de vegetativ Stengler ere knopperne ægte Sideknopper. I den nøgne svikkelformede Blomsterstand er det samme Tilfædet; i den bladbærende kraftige Svikkel hos *Hyoseyamus* ere de derimod kløvningknopper, og Forgreningen en fortsat kløvning“. Ähnliche Angaben macht auch Schumann.<sup>3)</sup>

1) G. Kraus, a. a. O. pag. 122.

2) E. Warming, a. a. O. pag. 96—97.

3) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschlufs. Leipzig 1890 pag. 310.

Goebel<sup>1)</sup> beschreibt im Anschluß an die Entwicklungsgeschichte der Boragineeninflorescenzen die der Gattung *Hyoscyamus* und tritt auch hier sowohl für die dorsiventrale Beschaffenheit des Blütenstandes als auch für die monopodiale Verzweigung seiner Spitze ein. Er macht darüber folgende Angaben: „Auch hier treffen weder die übliche Deutung der Inflorescenz als Wickel, noch Warmings Angabe über dichotomische Verzweigung zu. Der Vegetationspunkt der Inflorescenz hat am meisten Ähnlichkeit mit dem von *Anchusa officinalis*, nur ist er breiter und überhaupt massiger entwickelt als der der letzteren Pflanze. Infolgedessen sind bei richtiger Lage des Vegetationspunktes und allseitiger Betrachtung desselben die Verhältnisse hier auch relativ leicht zu erkennen. Wie dies für die einzelnen Boragineen oben angegeben wurde, sieht man die jüngsten Blütenanlagen als relativ kleine, durch ein Stück der Inflorescenzachse von einander getrennte Höcker auf der Rückenseite der letzteren auftreten, und man sieht deutlich, daß von einer Dichotomie hier schon deshalb keine Rede sein kann, weil die Blütenanlage bei ihrem Sichtbarwerden viel kleiner ist als der Vegetationspunkt. Ein Bild, das die Erklärung als Dichotomie rechtfertigen würde, bietet sich auch hier wieder dann, wenn der Vegetationspunkt auf einer seiner Flanken liegt, aber nicht genau seitlich gesehen wird. Dann ist ein Teil desselben verdeckt, und es scheint, als ob er sich in zwei gleiche Hälften geteilt hätte, nämlich die (in Wirklichkeit zweit jüngste) Blütenanlage und den sich weiterteilenden Vegetationspunkt“.

Diese Angaben Goebels wurden in neuerer Zeit von Muth<sup>2)</sup> für unrichtig erklärt. Derselbe sagt auf pag. 72: „Auf die bei *Hyoscyamus niger* und *albus* obwaltenden Verhältnisse, die sich nach den Ausführungen Goebels mit seinen Beobachtungen bei *Symphytum officinale* und *Anchusa officinalis* decken, werde ich in einer dem Abschlusse nahen Arbeit über die Entwicklung der Inflorescenzen und Blüten der Solaneen einzugehen Gelegenheit haben. Nur so viel sei hier bemerkt, daß der Verfasser die Ansicht Goebels über die Inflorescenzen dieser beiden Solaneen nach seinen bisherigen Erfahrungen von *Hyoscyamus niger* ebensowenig teilen kann, wie seine diesbezüglichen Ausführungen über den Blütenstand der Boragineen“.

Die angekündigte Abhandlung Muths ist bis jetzt nicht veröffentlicht worden. Gleichwohl sah ich mich veranlaßt, eine erneute

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O. pag. 422—423.

2) Fr. Muth, Untersuchungen über die Inflorescenzen etc. von *Symphytum officinale*, a. a. O.

Untersuchung und Prüfung der Verhältnisse am Inflorescenzvegetationspunkt von *Hyoscyamus niger* vorzunehmen, welche die Richtigkeit der obigen Angaben Goebels vollkommen bestätigten. Am deutlichsten wird sich dies zeigen, wenn wir die allerersten Entwicklungsstadien der Inflorescenz betrachten. Ich wählte zu meinen Untersuchungen mit Absicht solche Exemplare aus, die unter nicht sehr günstigen Bedingungen, in sandiger Erde, kultiviert wurden.

Fig. 11 zeigt eines der frühesten Stadien, auf welchem bereits die erste Blütenanlage als halbkugeliger Höcker vom Vegetationspunkt ausgegliedert worden ist. Man erkennt den deutlichen Größenunterschied zwischen dem schon etwas eingekrümmten, sehr massigen Vegetationskegel und dem im Verhältnis zu diesem viel kleineren Blütenhöcker. Jede Blütenanlage wird begleitet von einem auf der Flanke der Inflorescenzachse stehenden Blatt, welches bereits vor Ausgliederung der Blütenknospe angelegt ist. Der Blüte *I* in obiger Figur entspricht das Blatt  $br_1$ . Weiterhin ist aber auf der  $br_1$  gegenüberliegenden Flanke der Inflorescenzachse die Anlage eines weiteren Begleitblattes  $br_0$  schon vorhanden, während eine Abgliederung der Blütenanlage *O* noch nicht zu erkennen ist.

Dafs es sich bei den Inflorescenzen von *Hyoscyamus niger* um eine ausgesprochen monopodiale Entwicklung handelt, steht, wie aus obiger Figur deutlich zu erkennen ist, aufser allem Zweifel. Ist dies schon bei unter ungünstigen Ernährungsbedingungen kultivierten Exemplaren der Fall, um so mehr wird der Inflorescenzvegetationspunkt bei Individuen, die günstigere Verhältnisse zu ihrer Entwicklung vorfanden, die jüngste Blütenanlage an Gröfse weit übertreffen.<sup>1)</sup>

Ebensowenig als von Dichotomie die Rede sein kann, kann für diese Inflorescenzen die Wickeltheorie in Anwendung gebracht werden. Wie oben angedeutet, ist schon in Fig. 11 eine schwache Einkrüm-

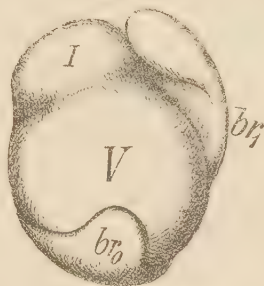


Fig. 11. Inflorescenzanlage von *Hyoscyamus niger*. *V* Inflorescenzvegetationspunkt; *I* erster Blütenhöcker, welcher eben erst auf der rechten Oberseite des Inflorescenzvegetationspunkts ausgezweigt wurde;  $br_1$  der Blüte *I* entsprechendes Begleitblatt;  $br_0$  Begleitblatt der noch nicht abgefurchten nächst jüngeren Blütenknospe.

1) Ich untersuchte auch ältere, in der Entwicklung weiter vorgeschrittene Inflorescenzen dieser Pflanze, die ganz ähnliche Verhältnisse zeigten, wie sie Goebel in der Abhandlung „Über die dorsiventrale Inflorescenz der Boragineen“ (Flora 1880 pag. 419—427) beschrieben und abgebildet hat.

mung des Inflorescenzvegetationspunktes gegen die Bauchseite hin (in der Abbildung nach rechts hin) wahrzunehmen; deutlicher zeigt sich dieselbe, wenn man die Inflorescenzanlage von der Seite betrachtet. Und analog den Boragineeninflorescenzen wird diese Krümmung der Inflorescenzachse in einem nur wenig älteren Entwicklungsstadium sehr deutlich. Die Blüten stehen auch hier von Anfang an auf der Oberseite der Inflorescenzachse. Sie sind weniger dicht, als dies bei den meisten reichblütigen Inflorescenzen der Boragineen der Fall ist, aneinandergereiht und durch ein Stück der Inflorescenzachse vollkommen von einander getrennt. Die Begleitblätter stehen auf den Flanken der letzteren; ihre Stellung entspricht nach Goebel in der Hauptsache derjenigen von *Achusa*. Die Blätter gehören keineswegs zu den Blüten, wie die Anhänger der Wickeltheorie behaupten, sondern zur Inflorescenzachse. Die Inflorescenz von *Hyoscyamus niger* (und das eigentliche „beblätterte“ Boragoïd) ist, um mit Goebel zu sprechen, „nichts anderes, als ein zweizeilig beblätterter Sproß, bei dessen Blättern aber, wenn es erlaubt ist, die bildliche Ausdrucksweise mancher »vergleichenden Morphologen« anzuwenden, die Achsel-sprosse, d. h. die Blüten, nicht vor der Mediane ihrer Deckblätter stehen, sondern auf die Rückenseite der Inflorescenzachse »verschoben« sind“.

Über die Kelchblattanlage bei *Hyoscyamus niger* berichtet Schumann<sup>1)</sup>: „Eine geringe Modifikation in der Kelchbildung der Boragoïdblüten bietet *Hyoscyamus*. An dieser Pflanze sah ich keine klare Sonderung der Kelchblätter in der ersten Anlage; ich bemerkte vielmehr eine Kragenbildung ohne scharfe Einschnitte, aus der später die Kelchblätter zwar in der geforderten Lage, aber gleichzeitig hervortraten“. Ein gleichzeitiges Hervortreten sämtlicher Kelchblätter konnte ich an den von mir beobachteten Präparaten nicht bestätigen, insofern auch hier nach eingetretener Kragenbildung das erste Kelchblatt auf der Außenseite der Blüte nach hinten entsteht und erst dann successive, aber sehr rasch, die Anlage der übrigen Sepalen in der gewöhnlichen Weise erfolgt.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Inflorescenzen von *Tiaridium indicum* sind ausgesprochene dorsiventrale Monopodien. Dies ist durch die Auszweigungsweise der Blütenknospen nicht nur an ganz jungen Entwicklungsstadien des

---

1) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss, a. a. O. pag. 307.

Blütenstandes, sondern auch am Ende älterer und alter Inflorescenzen deutlich zu erkennen. Auch der anatomische Bau spricht ganz für die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes.

Bei *Heliotropium europaeum* liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. Die Inflorescenzen dieser Pflanze sind ebenfalls stets dorsiventrale Monopodien.

Bei *Heliotropium peruvianum* zeigen die dorsiventralen Blütenstände junger Pflanzenindividuen monopodiale Verzweigungsweise; an älteren mehrjährigen Pflanzenstöcken dagegen findet ein mehr oder weniger weitgehender Rückschlag zur dichotomischen Gabelung der Inflorescenzspitze statt.

Die Gattung *Symphytum* besitzt unter äußerlich günstigen Wachstumsbedingungen ebenfalls rein monopodiale Blütenstände. Weniger ausgeprägt ist diese monopodiale Entwicklungsweise bei den Inflorescenzen von *Mertensia*.

Sehr deutlich dagegen ist dieselbe bei den Inflorescenzen reichblütiger *Myosotis*arten. *M. Rehsteineri*, dessen Blütenstände viel weniger reichblütig sind als die anderer *Myosotis*arten, zeigt auch viel weniger deutliche Ausbildung des Monopodiums.

Die bevorzugte Entwicklungsweise der Inflorescenzen von *Omphalodes linifolia* ist ebenfalls die dorsiventral-monopodiale. Doch findet man hin und wieder bei scheinbar gleichen Ernährungsbedingungen Exemplare, bei welchen die Entwicklung des Blütenstandes durch mehr oder weniger vollkommene dichotomische Gabelung der Inflorescenzspitze erfolgt. An vollständig entwickelten Inflorescenzen von *O. verna* konnte ein Vegetationspunkt nicht nachgewiesen werden; da eine Verletzungsstelle an keinem Präparat beobachtet wurde, scheint in vorliegenden Fällen der Vegetationspunkt der Inflorescenz in eine letzte entwickelungskräftige Blüte übergegangen zu sein.

Die Kelchblattspirale verläuft bei den Boragineeninflorescenzen antidrom in den beiden Blütenreihen. Sie beginnt bei allen untersuchten Gattungen, *Myosotis* ausgenommen, mit dem auf der Außenseite der Blüte nach hinten gelegenen Kelchblatt. Bei den untersuchten Arten der Gattung *Myosotis* dagegen entwickelt sich das erste Kelchblatt auf der Außenseite der Blüte nach vorn. Der Verlauf der Kelchspirale ist hier bei beiden Blütenreihen entgegengesetzt zu dem bei den übrigen Gattungen.

Die Inflorescenzen von *Hyoseyamus niger*, welche den sog. „beblätterten“ Boragoïden völlig gleichen, entwickeln sich auch in derselben Weise wie diese: sie sind dorsiventrale Monopodien.

## Lebenslauf.

Der Verfasser vorstehender Abhandlung, Wilhelm Müller, wurde am 29. Juni 1878 als Sohn des Volksschullehrers Georg Müller zu Nördlingen geboren. Nachdem er die untersten Klassen der damaligen Lateinschule seiner Vaterstadt besucht hatte, trat er 1892 an das Kgl. Realgymnasium zu Augsburg über, welche Anstalt er im Juli 1898 mit gutem Abgangszeugnisse verließ. Alsdann bezog er die Kgl. Ludwig-Maximilians-Universität zu München und widmete sich dort dem Studium der Naturwissenschaften. Im Oktober 1901, bzw. Oktober 1902 unterzog er sich mit gutem Erfolge den Staatsprüfungen für das Lehramt der Chemie und beschreibenden Naturwissenschaften an Kgl. Bayer. höheren Unterrichtsanstalten. Seit dieser Zeit arbeitete der Verfasser im Kgl. pflanzenphysiologischen Institut der Universität München, in dem auch die nunmehr abgeschlossene Abhandlung angefertigt wurde.



